

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

---

## Band XXX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 13 Tafeln und 79 Abbildungen im Text.

---

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

# Inhalt.

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

## Band XXX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 30. Mai 1913.

# Inhalt.




Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

# Das Blühen von Geranium Robertianum L. unter dem Einfluß veränderter physikalischer Bedingungen.

Von

Rob. Stäger.

## 1. Einleitung.

Der Vorgang des Blühens bei *Geranium Robertianum* wurde von mehreren Forschern studiert.

Christian Konrad Sprengel, (9)[1]) der Altmeister der Blütenbiologie, machte den Anfang. Ihm folgten H. Müller (6 u. 7), Mac Leod, Kerner von Marilaun (2), Kirchner (3) und neuerdings A. Schulz (8). Auffallend ist es, daß kaum zwei Beobachter in ihren Resultaten übereinstimmen. Nicht selten wirft einer dem anderen Ungenauigkeit im Beobachten oder Flüchtigkeit vor.

Nach Herm. Müller ist die Blüte von *Geranium Robertianum* schwach protandrisch. Beim Öffnen der Blüte liegen die fünf Narbenäste noch aneinander, die fünf inneren Staubblätter stehen in der Blütenmitte, ihre Antheren öffnen sich etwas oberhalb der Narben und bedecken sich nach oben mit Pollen. Die fünf äußern Staubblätter sind weit nach außen gebogen. Noch während die Antheren der fünf inneren Staubblätter Pollen besitzen, strecken sich die Narbenäste und öffnen sich über den Antheren. Während nun die fünf inneren Staubblätter abblühen, bewegen sich auch die fünf äußern nach der Blütenmitte und umgeben den Griffel. Bei eintretendem Insektenbesuch ist durch die anfängliche Protandrie, später durch die Stellung der entwickelten Narben über den pollenbedeckten Antheren Fremdbestäubung gesichert, Selbstbestäubung jedoch nicht ausgeschlossen. (Zitiert nach Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie.) (4)

Kerner findet „in der Mitte der zum erstenmal geöffneten Blüte eine fünfstrahlige, belegungsfähige Narbe und zehn Pollenblätter, deren Antheren aber sämtlich noch geschlossen sind. Fünf Pollenblätter sind länger, und die von ihnen getragenen Antheren stehen nahezu in gleicher Höhe mit der fünf-

[1]) Nummer hinten im Literaturverzeichnis.

strahligen Narbe, fünf andere sind kürzer, und ihre Antheren bilden einen Kranz unterhalb der Narbe. Schon am Abend des ersten Tages haben sich die Antheren der längeren Pollenblätter geöffnet und ihren hervorquellenden Pollen an die Spitzen der benachbarten Narbenstrahlen abgegeben. Aber das Blühen ist damit bei diesen Pflanzen noch nicht zu Ende; die Blumen schließen sich während der Nacht und werden zum Schutze des Pollens nickend oder überhängend, und nachdem sich am folgenden Morgen die Blüten wieder aufgerichtet haben, verlängern sich die fünf vor den Kronenblättern stehenden Pollenblätter so weit, daß ihre mittlerweile aufgesprungenen Antheren in die Nischen zwischen den Narbenstrahlen eingeschoben werden, wodurch auch die seitlichen Ränder dieser Narbenstrahlen Pollen erhalten. Einige der Antheren werden dann überdies noch über die Narben emporgehoben, was offenbar wieder darauf berechnet ist, daß nun der zur Autogamie nicht verwendete Pollen von Insekten abgeholt und zu andern Blüten, welche sich noch im ersten Entwicklungsstadium befinden, übertragen werde."

Nach diesen Ausführungen Kerners haben wir am Anfang des Blühens Protogynie mit der Möglichkeit einer Kreuzbefruchtung; am Abend des ersten Tages Autogamie und Autogamie am zweiten Tage.

Führen wir die Ergebnisse von A. Schulz noch an, so haben wir die einander am meisten widersprechenden Anschauungen beieinander.

Schulz (8) schreibt: „Bei *Geranium Robertianum* findet stets und zwar, wie dargelegt wurde, dadurch, daß sich die offenen Antheren an die Griffel anlegen, Bestäubung der Narben mit dem Pollen der zugehörigen Antheren statt, vorausgesetzt, daß dieser nicht durch Regen vernichtet wird, bevor die Antheren die Griffel berühren. — Außerdem werden die Narben aber auch häufig durch Insekten, welche die Blüten wegen ihres Honigs oder ihres Pollens besuchen, mit Pollen anderer Blüten der Art bestäubt."

Aus der ganzen übrigen Darstellung Schulzes (l. c.) geht ferner hervor, daß die Staubgefäße resp. Antheren und die Narben gleichzeitig sich entwickeln. Nach seinen Beobachtungen ist die Blüte von *Geranium Robertianum* homogam und autogam. Nebstdem ist Kreuzbestäubung durch Insekten häufig.

Welcher dieser Ansichten sollen wir uns anschließen?

Ich habe der Blüte von *Geranium Robertianum* nun seit ca. vier Jahren meine Aufmerksamkeit geschenkt, sie an verschiedenen Örtlichkeiten, zu verschiedenen Jahreszeiten und bei ganz verschiedener Witterung beobachtet und bin dadurch zu der Überzeugung gelangt, daß sie blütenbiologisch höchst labil ist und sich rasch jeden Verhältnissen anzupassen vermag, vielleicht ebenso rasch wie viele allotrope Alpenpflanzen. Dies erklärt den scheinbaren Widerspruch in den Ergebnissen der bisherigen Beobachter. Die nun folgenden Daten mögen den Beweis dafür erbringen.

## 2. **Eigene Beobachtungen.**

Beobachtung 1. Am 22. August 1909 in meinem Garten in Bern an einer bei gutem Wetter sonnigen Stelle. Es gehen heftige Gewitterregen nieder.

Gestern war es noch schön und warm. Die Blüten sind hängend, trichterförmig und öffnen sich kaum etwa 5 mm weit. Die fünf Narbenschenkel spreizen stark sternförmig und sind mit Papillen besetzt, während noch keine Anthere stäubt. Die Antheren stehen in gleicher Höhe mit den Narben und sind letztern angepreßt. Sobald die Antheren stäuben, muß der Pollen direkt auf die Narbenschenkel fallen. Wir haben in diesem Fall Protogynie mit nachfolgender Autogamie.

Ich nahm einige Pflanzen in mein Studierzimmer und stellte sie dort in ein Glas mit Wasser, worauf die Antheren schon nach einer halben Stunde ihren gelben Pollen entließen.

Beobachtung 2. Was gestern nur dadurch geschah, daß die protogynen Blüten ins Zimmer genommen wurden, war heute, am 23. August, im Garten spontan erfolgt. Nämlich alle zehn Antheren, die an den sternförmig spreizenden Narbenästen anlagen, entleerten ihren Pollen auf dieselben. Dabei standen die fünf episepalen Staubgefäße etwas über den fünf epipetalen. Das Wetter hatte sich heute wieder aufgehellt: die Sonne schien. Am Morgen war indes die Temperatur nur 6° C. gewesen.

Beobachtung 3. Am 23. August 1909 im Bremgarten-Wald bei Bern: Sämtliche 10 Staubgefäße eng an die stark bogenförmig-spreizenden Narbenäste angeschmiegt und dieselben mit Pollen überschüttend. Die fünf episepalen Antheren stehen oft um Antherenlänge über den gebogenen Narbenästen, die fünf epipetalen auf der Höhe des Teilungspunktes der Narbenäste. Autogamie.

Beobachtung 4. Am 25. August 1909 abends zwischen 5 und 6 Uhr in meinem Garten an schattiger Stelle untersucht. Gestern und heute schönes warmes Wetter. Alle Antheren sind schon entleert und geschrumpft, von dunkler Farbe. Ich fand nicht eine Blüte, in der noch gefüllte Antheren vorhanden gewesen wären. Dabei spreizten die Narbenäste großbogig und waren noch frisch, so daß die Möglichkeit einer Fremdbestäubung noch vorhanden war. An andern Blüten hatten die fünf Narbenäste sich wieder aneinandergelegt und die Blumenkronblätter fielen bei leichter Erschütterung ab. Von den vertrockneten Antheren standen meistens die fünf episalen etwas über, die fünf epipetalen etwas unter dem Teilungspunkt der Narbenschenkel. Es gab aber auch Blüten, in denen alle zehn Antheren um Antherenlänge über dem Teilungspunkt standen.

Beobachtung 5. Am 28. August 1909 in meinem Garten. Gestern regnete es. Heute sehr stark bewölkt und kühl. Das Gras und die Sträucher sind noch naß vom Regen der Nacht. — Befund 8 Uhr morgens: Viele Blüten soeben aufgegangen, noch trichterförmig. Die Narbenäste spreizen sternförmig auseinander und sind schon mit, jedenfalls empfänglichen, Papillen besetzt. Alle zehn Staubgefäße stehen mit prallgefüllten, aber noch nicht stäubenden Antheren im Kreise und an die Petalen angedrückt, 2 mm von der Narbe entfernt, um dieselbe herum. — Nachmittags 1 Uhr: Die Blüten sind ganz offen, die Narbenäste spreizen nicht viel mehr wie morgens. Die fünf episepalen Staubgefäße stehen mit den stäubenden Antheren halb antherenlang über den Narbenästen in der Blütenmitte, dieselben mit Pollen überschüttend, während die fünf epipetalen Antheren noch außen an die Petalen angeschmiegt sind und nicht stäuben. Später bewegen auch sie sich gegen die Blütenmitte, bleiben aber etwas unterhalb der episepalen Antheren, doch so, daß auch sie mit dem Pollen die Narbenschenkel erreichen.

Wir konstatierten also hier zuerst .Protogynie mit nachfolgender Autogamie.

Beobachtung 6. Am 29. August 1909 in meinem Garten. Wärmeres Wetter, Sonne, kein Regen. Morgens 9 Uhr: Die Narbenäste sind noch ganz aneinandergeschmiegt und spreizen auch nicht sternförmig. Die fünf inneren, d. h. episepalen Antheren stehen in der Blütenmitte, die noch geschlossene Narbe um Antherenlänge überragend und stäubend. Die fünf epipetalen Antheren haben ihre Bewegung nach innen noch nicht ausgeführt, sondern stehen noch außen vor jedem der fünf Kronblätter und stäuben auch noch nicht.

Diese Pflanzen stehen an einer besonders sonnigen Stelle des Gartens und das Wetter ist heute warm und hell. Wir konstatierten anfänglich Protandrie. Später trat Autogamie ein.

Beobachtung 7. Am 29. August 1909 in meinem Garten. Am gleichen Vormittag an schattigen Stellen untersuchte Blüten zeigten eine etwas sternförmig spreizende Narbe mit fünf episepalen stäubenden Antheren an dieselbe angeschmiegt. Hier haben wir Homogomie.

Beobachtung 8. Am 11. September 1910 in meinem Garten. Kühle Witterung, trübe. Die Narbenschenkel spreizen in großen (nach oben konvexen) Bogen zurück. Alle zehn Antheren (die fünf episepalen ein wenig über den fünf epipetalen) stehen unterhalb des Teilungspunktes der Narbenschenkel und werden von letzteren von oben her umgriffen, so daß, sobald sie stäuben, doch nach anfänglicher Protogynie nun Autogomie eintritt.

Beobachtung 9. Am 29. Juli 1911 auf dem Zwirgi (ca. 950 m über Meer) ob Meiringen. Um Gebäulichkeiten herum. Warmes, trockenes Wetter. Helle Sonne.

Befund morgens 9 Uhr: Genau, wie ihn H. Müller beschreibt, bis zu dem Stadium, wo sich die fünf epipetalen Staubgefäße zur Narbe resp. zur Blütenmitte zu bewegen beginnen und platzen. Nämlich in diesem Moment sind die fünf Narbenäste immer noch aneinandergepreßt und durchaus noch nicht höher als die Staubgefäße. Diese fünf äußern Staubgefäße führen ihre Bewegung hier oben bei 950 m erst um Mittag aus, trotz des warmen Sonnenscheins und der großen Helligkeit. und entleeren nun, gleich in der Mitte angelangt, ihren Pollen. Die fünf episepalen Antheren stehen immer noch etwas höher als die Narbe, die fünf epipetalen um Antherenlänge kürzeren Antheren etwa auf gleicher Höhe oder ein klein wenig tiefer als die Spitze der noch geschlossenen Narbe.

Um Mittag sind die fünf episepalen Antheren schon verwelkt, oder manchmal früher; gegen 2 Uhr nachmittags beginnen auch die fünf epipetalen Antheren zu stäuben. Endlich gegen 3 Uhr entfalten sich auch in kleinen Bogen die Narbenäste über die fünf inneren, längst geschrumpften und auch teils abgeblühten fünf äußern Atheren. In vielen Blüten enthalten aber die fünf epipetalen Antheren zu dieser Zeit noch Pollen, so daß nach der anfänglichen ausgesprochenen Protandrie zuletzt durch Herabkrümmen der Narbenschenkel auf die epipetalen Antheren noch Autogamie stattfinden kann, falls bis dahin keine Fremdbestäubung stattfinden kann.

Die Möglichkeit der Allogamie geht hier auf dem Zwirgi gegenüber der Müllerschen Darstellung entschieden noch einen Schritt weiter, während die Blüten, und zwar die Herbstblüten von *Geranium Robertianum* in meinem Garten mehr den Beobachtungen von Kerner und von Schulz sich nähern, resp. eine Tendenz

zur Protogynie und Homogamie mit stärkerer Betonung der Autogamie präsentieren.

Um 5 Uhr abends sind die welken Antheren auf meinem Beobachtungsposten zum größeren Teil abgefallen. Die Narbenschenkel beginnen sich wieder aneinander zu legen. Das Blühen ist zu Ende.

Als Bestäuber beobachtete ich hier Bombus spec.

Beobachtung 10. Am 30. Juli 1911 im Geißholz (ca. 800 m ü. d. Meer) bei Meiringen, an einer sehr heißen, sonnenverbrannten Stelle. Witterungscharakter: sehr trocken, warm, hell. Es hat seit vier Wochen nicht mehr geregnet. Um 10 Uhr vormittags folgender Befund: Schon alle zehn Antheren verwelkt, die fünf Narbenäste aber noch nicht entfaltet oder eben im Begriff der Spreizung und sich etwas über die abgeblühten Staubgefäße erhebend. — Hier ist also ein totaler dichogamer Zustand erreicht und die Autogamie völlig unmöglich. Wir haben zwei zeitlich streng voneinander geschiedene Blühphasen: im I. Stadium ist die Blüte nur männlich, im II. Stadium nur weiblich. Daher ist auch nur Fremdbestäubung möglich.

Beobachtung 11. Am 6. August 1911. Am oberen Reichenbachfall (ca. 850 m) bei Meiringen, an einer schattigen, auch beim heißesten Wetter stets kühlen, windgefegten und vom Wasserstaub des Falles getroffenen Stelle, wo alle Pflanzen beständig von Wasser triefen. Dort gibt es viele üppige Pflanzen von *Geranium Robertianum*, die ein außerordentlich interessantes Studienobjekt sind, da man ihre Blütenbiologie mit derjenigen anderer Pflanzen der Art, die an trockenen und wärmeren Stellen der Umgebung wachsen, sofort vergleichen kann. Der Sommer 1911 war hierzu besonders günstig.

Um 12 Uhr mittags notierte ich hier folgenden Befund: Blüten vollständig geöffnet, frisch-rosarote Kronenblätter mit drei weißen Längsstriemen. Durchmesser der Korolla 15—16 mm. Die fünf episepalen Antheren stehen in der Mitte über der Narbe, die sich zu spreizen beginnt, und stäuben erst, wenn sich die fünf Narbenäste großbogig entfaltet haben. Die fünf epipetalen Staubgefäße liegen noch draußen den Blumenkronblättern an, bewegen sich aber auch bald nach der Mitte der Blüte und legen sich den Narbenästen etwas unterhalb der episepalen Antheren dicht an, um den Pollen wie die letzteren auf die Narben abzugeben. Hier haben wir also Homogamie und Autogamie.

Um 6 Uhr abends: Die fünf inneren Antheren sind geschrumpft oder überhaupt nicht mehr vorhanden. Die Narbenschenkel großbogig entfaltet und die noch vorhandenen fünf äußeren Antheren, welche noch Pollen enthalten, sind fest an die Narbenschenkel angedrückt, und zwar an jeden Narbenast eine Anthere. Alle zehn Antheren dienen der Autogamie.

Beobachtung 12. Am 22. November 1911, in etwas geschützter Lage unter einer Tanne meines Gartens. Wetter nebelig, frostig. Großbogige Narbenäste mit angedrückten, pollenbedeckten Antheren. Homogam und autogam. — Ins Zimmer verbracht, wuchsen die Narbenäste etwas über den Bereich der Antheren hinaus.

Beobachtung 13. Am 17. Juni 1912 in meinem Garten. Es war Regenwetter vorausgegangen und die ganze Nacht hatte es noch geregnet. Die Temperatur war morgens 8 Uhr auf 9° C. hinuntergegangen.

Befund 8 Uhr morgens an sonniger Stelle: Die Blüten erst halb geöffnet; die fünf Narbenäste bilden einen kleinen Stern, der bereits Papillen trägt. Die

zehn Antheren stehen 1 mm von der Narbe entfernt im unreifen Stadium im Kreise herum, den Blütenkronblättern angeschmiegt. Wir haben zunächst Protogynie.

Um $12^1/_2$ Uhr nachmittags (die Sonne scheint inzwischen wieder) Befund an denselben Blüten: alle zehn Antheren stäubend und an die sternförmige Narbe angelegt. Autogamie.

Befund an schattiger Stelle des Gartens, unter einem Apfelbaum, um $12^1/_2$ Uhr nachmittags: erst die inneren fünf Antheren sind gesprungen und haben sich an die sternförmige Narbe gelegt. Die äußeren fünf Antheren liegen noch unreif den Blumenkronblättern an.

Um 4 Uhr nachmittags haben auch an den schattigsten Stellen des Gartens alle 10 Antheren ihren Pollen auf die sternförmige Narbe abgegeben, die nicht weiter spreizt, sondern im Gegenteil nach vollzogener Befruchtung ihre kurzen Äste zusammenlegt.

## 3. **Rückblick auf die bisherigen Beobachtungen.**

Vergleichen wir die Resultate meiner bisherigen Beobachtungen unter sich, so fällt uns sofort ein merkwürdiger Parallelismus der verschiedenen Blühformen bei *Geranium Robertianum* mit den verschiedenen Wettertypen und der Verschiedenheit des Standortes auf. — Bei warmem, hellem Wetter und in freier, sonniger Lage verzeichnen wir anfängliche kurze Protandrie mit nachfolgender Autogamie (Beobachtungen 6 und 9). Ja, bei sehr trockenem, warmem Wetter und in sehr sonniger Lage kann sogar vollständige Dichogamie erreicht werden, indem die Blüte anfänglich rein männlich und nach diesem Zustand rein weiblich wird, so daß sie vollständig auf Fremdbestäubung durch Insekten angewiesen ist. (Beobachtung 10.)

Ganz anders bei kühlem, regnerischem Wetter mit bewölktem Himmel und in schattiger Lage. Unter solchen Verhältnissen unterbleibt zunächst das Springen der Antheren, während die Narbenschenkel sich schon früh zu teilen beginnen und je nach der Dauer der ungünstigen Verhältnisse oft bedeutend in die Länge wachsen und sich bogenförmig oder häufig uhrfederartig zurückrollen. Wir haben zunächst Protogynie mit nachfolgender Autogamie (Beobachtungen 1, 2, 3, 8). Homogamie kann auftreten, wo nach begonnener Trübung rasch wieder gutes Wetter eintritt, so daß die Antheren rasch platzen, oder wo der Standort die nötigen Bedingungen erfüllt. (Beobachtungen 7, 11, 12).

Wetter und Standort vermögen sich oft bis zu einem gewissen Grade aufzuheben, so zwar, daß auch bei ungünstigem Wetter das Blühen an einem freien, sonst hell gelegenen Standort nicht genau nach dem Schlechtwettertypus, wie wir ihn kurz nennen wollen, erfolgt, sondern irgendwelche Abweichungen zeigt. So nehmen zum Beispiel die Narbenschenkel auch bei ungünstigem Wetter, aber in günstiger Lage meines Gartens, nicht die großbogige oder gar Uhrfederform an, sondern bleiben kurz und bilden zusammen bloß einen kleinen Stern von ca. $^1/_2$ mm Durchmesser, der allerdings schon lange empfängnisfähig sein kann, bevor die Antheren sich entleeren (Protogynie mit folgender Autogamie). Siehe die

Beobachtungen 5 und 13! Andrerseits kann auch bei dem allergünstigsten Wetter, das an geeigneten Stellen sogar Dichogamie herbeizuführen vermag (Beobachtung 10), die Ungunst des Standortes allein bestimmend werden für die Form des Blühens, wie wir am Reichenbachfall gesehen haben (Beobachtung 11). Während bei dem unausgesetzt schönen und warmen Wetter des Sommers 1911 alle Geranienblüten guter Standorte um Meiringen und auch anderswo protandrisch waren, erwiesen sie sich in dem ewig feuchten, schattigen und kühlen Sturzkessel des Wasserfalles als homogam und autogam.

A. Schulz (l. c.) hat den Einfluß der Witterung und des Standortes, kurz der physikalischen Bedingungen auf das Blühen bei *Geranium Robertianum* in geringerem Umfang bereits richtig erkannt. Er hat beobachtet, daß bei heller und warmer Witterung die Blühdauer eine viel kürzere und oft schon am Abend desselben Tages beendet ist, während bei trübem, frischem und regnerischem Wetter der Vorgang über 2—3 Tage sich erstrecken kann. Er hat ferner richtig festgestellt, daß bei ungünstigem, regnerischem Wetter die Griffel resp. Narbenäste viel langsamer, aber viel bedeutender wachsen, so daß sie sich nicht selten mit mehr als einer Windung nach außen umrollen; aber er scheint die daraus hervorgehenden weiter reichenden Abänderungen im Modus des Blühens selbst übersehen zu haben. Das ist leicht erklärlich, da er seine Beobachtungen nur an einer einzigen Lokalität bei Halle machte. Und doch bedingt gerade dieses von meteorologischen Faktoren abhängige, zeitlich ungleichmäßige Wachstum von Stempeln und Staubgefäßen und die Hemmung oder Beschleunigung ihrer Bewegungen zueinander das eigentliche blütenbiologische Moment. Eben gerade deshalb vermag diese Blüte eine so große Stufenleiter zu durchlaufen — von ausgesprochenster Dichogamie über leichte Protandrie und Homogamie zur unbestrittensten Protogynie —, weil ihren Geschlechtsorganen eine erstaunliche Reaktionsfähigkeit zukommt, die auf die feinsten meteorologisch-physikalischen Einflüsse mit Abänderung ihrer Funktionen zu antworten vermag.

Den Hauptzügen nach ist daher die Darstellung Müllers in Bezug auf das Blühen von *Geranium Robertianum*, auch diejenige O. Kirschners (3), die wesentlich der Müllerschen folgt, ebenso diejenige Kerners ebenso richtig wie diejenige von A. Schulz, der über die Bewegungen der Blütenteile allerdings die genauesten Angaben macht. Jeder hat zu einer anderen Zeit, bei anderem Wetter oder an einem anderen Standort beobachtet, daher die scheinbar widersprechenden Resultate.

## 4. Weitere Beobachtungen und Versuche.

Unzweifelhaft begünstigt gutes, trockenes, warmes Wetter und ein ebensolcher Standort im allgemeinen die Protandrie. Die Narbenschenkel bleiben kurz, sternförmig. — Schönwettertypus.

Schlechtes, nasses, kaltes Wetter und ein ebensolcher Standort begünstigen die Protogynie. Die Narbenschenkel werden lang, bogenförmig, uhrfederförmig. Die Antheren entleeren sich spät. — Schlechtwettertypus.

Zwischen beiden Extremen gibt es Übergänge.

Um nun womöglich genauere Daten über die einzelnen Faktoren zu erhalten, welche diesen oder jenen Typus bedingen, stellten wir bei den folgenden Beobachtungen einige provisorische Messungen an, die vielleicht einen Fingerzeig für künftige Forschungen abgeben und die Blütenbiologie aus dem Bereich unzulänglicher Deutung in denjenigen des biologischen Experimentes zu erheben geeignet sind. Ich habe diesen Standpunkt des Experimentes in der Blütenbiologie schon vor 11 Jahren vertreten und das Experiment in einer blütenbiologischen Frage auch faktisch angewandt.[1])

Leider konnten die Messungen bei vorstehenden Beobachtungen viel zu wenig vergleichend und in großem Maßstab angestellt werden, um ein abschließendes Urteil zu gewinnen, aber sie zeigen den Weg, auf welchem künftig unzweideutige Resultate zu erhalten sind.

Meine Messungen erstreckten sich auf die drei Faktoren: Licht, Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. Zur Bestimmung der Lichtstärke bediente ich mich eines Photometers, und zwar Wynnes „Infallible", der als Expositionsmesser für photographische Zwecke bekannt ist. Um die sog. Aktinometerzeit zu bestimmen, schaut man mit der Uhr in der Hand, wieviel Zeit es braucht, bis das empfindliche Bromsilberpapier des Instrumentes den Ton der daneben angebrachten Standartfarbe erreicht hat. Je schneller oder langsamer dies erreicht wird, desto größer bez. desto kleiner ist die Lichtstärke an dem betreffenden Ort.

Die Luftfeuchtigkeit (relative) wurde vermittelst eines Haarhygrometers ermittelt.

Die Temperaturgrade werden nach Celsius angegeben.

Beobachtung 14. Am 18. Juni 1912 in meinem Garten. Bewölkt, Sonne als matte Scheibe erkennbar; wirft keinen Schatten. Gestern und in der Nacht hatte es nicht geregnet. Temperatur morgens 8 Uhr 11°.

a) In freier, sonst unbeschatteter Lage. Die Blüten alle ganz geöffnet. Die Narbenschenkel etwas entfaltet, bilden einen $1/2$ mm im Durchmesser haltenden Stern, die fünf episepalen Staubgefäße mit gelbem Pollen beladen, noch außen bei den epipetalen stehend und mit denselben alternierend, bewegen sich aber etwas später ziemlich rasch nach der Blütenmitte, indem sie die stäubenden Antheren an die Narbenschenkel anlegen. Erst Protogynie, dann Autogamie. Ich zähle an dieser Stelle um 8 Uhr morgens 10 Sekunden, bis der Normalton erreicht ist.

b) An stets beschatteter Stelle unter einem Apfelbaum. 8 Uhr morgens. Blüten fast alle noch trichterförmig. Narbe klein sternförmig. Alle 10 Antheren noch geschlossen, von der Narbe entfernt, im Kreise herumstehend. Protogynie. Bis der Normalton erreicht ist, braucht es 45 Sekunden.

---

[1]) Siehe No. 11 hinten im Literaturverzeichnis. — Ferner No. 1 Seite 5 ff. der betreffenden Arbeit.

Diese Blüten sind gegenüber denen unter a entschieden noch zurück. Leider wurden an den beiden Stellen keine vergleichenden Temperaturmessungen ausgeführt.

Um 1 Uhr nachmittags desselben Tages (die Sonne hatte inzwischen fast den ganzen Vormittag geschienen und es war warm geworden) waren bei a und b alle 10 Antheren geschrumpft.

Beobachtung 15. Am 19. Juni 1912 in meinem Garten. Heller, ziemlich warmer, wolkenloser Tag. Morgens 8 Uhr im Schatten unter einem Apfelbaum 15,5°. Normalton unter dem Apfelbaum in 42 Sekunden, in freier Lage in 7 Sekunden. Blüten an beiden Stellen radförmig offen, Antheren doch meistens noch alle zehn geschlossen und außen an den Petalen im Kreise stehend. Kaum an einigen Blüten hier und dort die episepalen Antheren auf dem Weg zur sternförmigen Narbe, aber noch keinen Pollen entleerend. — In der Nacht vom 18. auf den 19. Juni war starker Tau gefallen, der jedenfalls an beiden Lokalitäten die Blühphasen verzögerte.

Beobachtung 16 (Versuch). Am 19. Juni 1912. Sechs blühende, eingetopfte Exemplare von *Geranium Robertianum* waren gestern in einen dunklen Keller verbracht worden zum Vergleich. Temperatur morgens 8 Uhr im Keller 16,5°. — Die Blüten halb offen, aber die fünf inneren episepalen Antheren schon der sternförmigen Narbe angeschmiegt und sie mit Pollen überschüttend. Nachtsüber war hier begreiflicherweise kein Tau gefallen, die Temperatur über Nacht konstant geblieben. Der Mangel an Licht verhinderte die Antheren nicht, schon früh zu stäuben.

Beobachtung 17. Am 20. Juni 1912 in meinem Garten. Laue Nacht vorausgegangen. Kein Taufall. Morgens 8½ Uhr Sonne noch schwach, teilweise Wolken, aber warm. Temperatur 19,5° im Schatten.

a) In freier Lage. Normalton in 15 Sekunden. Alle zehn Antheren stäubend, an die sternförmige Narbe anliegend. Autogamie.

b) Im Schatten des Apfelbaumes. Normalton in 40 Sekunden. Meistens die fünf episepalen, häufig aber auch die fünf epipetalen Antheren an die sternförmige Narbe anliegend. — Autogamie.

Beobachtung 18 (Versuch). Am 20. Juni 1912 im Keller. Die sechs eingetopften Exemplare hatten noch immer im Dunkel gestanden. Morgens 8½ Uhr Blüten alle blaßrot, kleiner geworden; die fünf episepalen Antheren stäubend, an Narbe; die fünf epipetalen noch unreif an die Petalen geschmiegt.

Die Temperatur betrug hier nun 17°.

Beobachtung 19. Am 21. Juni 1912 im Garten. Etwas bewölkt, aber sehr warm. Schon 8½ Uhr morgens bei 20°. — Normalton unter dem Apfelbaum in 44 Sekunden, in freier Lage in 9 Sekunden.

Die Blüten an beiden Lokalitäten gleich weit vorgerückt, d. h. fünf bis zehn Antheren der sternförmigen Narbe anliegend und zum Teil schon geschrumpft. Alle Übergänge von ausgesprochener Protandrie bis Homogamie und Protogynie. Alle Antheren springen frühzeitig.

Beobachtung 20 (Versuch). Am 26. Juni 1912 im Garten. Regenwetter. Morgens 8 Uhr 14°. Alle Blüten halb offen, trichterförmig. Narben sternförmig. Alle zehn Antheren geschlossen, die fünf episepalen an die Narben geschmiegt, die fünf epipetalen draußen an die Petalen gelehnt.

a) Eine Anzahl Blüten dieses Stadiums wurden um 8 Uhr morgens ins Zimmer verbracht und in ein Glas mit Wasser gestellt. In zwei Exemplaren, die noch sehr wenig geöffnet waren, hatten sich die Narben auch noch nicht sternförmig entfaltet, sondern neigten noch zusammen. Im Zimmer herrschte eine Temperatur von 18,5° um $8^1/_2$ Uhr.

b) Eine Anzahl Blüten desselben Stadiums kam ebenfalls in einem Wasserglas in einen dunklen Schrank des betr. Zimmers zu stehen, in welchem die gleiche Temperatur von 18,5° wie im Zimmer herrschte.

Nach 2 Stunden boten die Blüten im Zimmer und im Kasten gleichen Befund, nämlich: Die Narben hatten sich alle sternförmig entfaltet und die fünf episepalen stäubenden Antheren lagen an den papillenbedeckten Narbenschenkeln. Leichte Protogynie bis Homogamie und Autogamie. Die Temperatur war inzwischen im Zimmer und Kasten auf 19° gestiegen. — Die epipetalen Antheren stäubten nach kurzer Zeit auch und bewegten sich gegen die Narbenschenkel.

Im Garten herrschte zur gleichen Zeit eine Temperatur von 15°. Die Narbenschenkel hatten sich bis um 10 Uhr sternförmig entfaltet; die fünf episepalen Antheren sind aber zum größten Teil noch unreif und noch nicht auf dem Wege zur Narbe.

Um 2 Uhr nachmittags des gleichen Tages sind die Blüten im Garten noch nicht viel weiter fortgeschritten. Die Narben sind aber vielerorts bogig geworden. Die Antheren meistens noch nicht gesprungen, da öfters Regenschauer niedergehen.

Bis um 2 Uhr nachmittags sind sowohl im freien Zimmer als im dunkeln Kasten auch die letzten Antheren gesprungen und zum Teil schon geschrumpft an die sternförmige Narbe angedrückt. — Der Entzug der Lichter (im Kasten) brachte keine Verzögerung der Blühphasen gegenüber den Blüten im hellen Zimmer zustande.

Abends 6 Uhr desselben Tages im Garten. Narben alle großbogig; die Antheren an dieselben angelegt, aber selbst jetzt noch nicht alle gesprungen.

Beobachtung 21. Am Brienzer-See zwischen Iseltwald und Bönigen an feuchter, schattiger Stelle im Gebüsch. Am 23. Juni 1912 morgens $8^1/_2$ Uhr: Temperatur 17°. Heller, wolkenloser Tag. Feuchtigkeit an der Beobachtungsstelle 62%.

Blüten radförmig geöffnet. Narben sternförmig, die noch geschlossenen zehn Antheren ziemlich überragend. Ausgesprochen protogyn.

An sonnigeren Stellen der Umgebung fünf bis zehn Antheren schon gesprungen und der sternförmigen Narbe anliegend. Homogamie und Autogamie.

Beobachtung 22. Am 23. Juni 1912 im schattigen Garten des Gr. Hotel des Alpes bei der Talstation der Reichenbachbahn nächst Meiringen.

Um 1 Uhr nachmittags: Temperatur 23° im Schatten. Relative Luftfeuchtigkeit an der Beobachtungsstelle 51%. Alle zehn Antheren (trotz der schattigen Lage) schon welk, an die sternförmige Narbe angedrückt.

Beobachtung 23. Am gleichen Tag. Am oberen Reichenbachfall an der gleichen Stelle wie 1911, in dem windgepeitschten, vom Sprühregen des niederdonnernden Falles durchfeuchteten und schattigen Sturzkessel. Um 2 Uhr nachmittags: Temperatur an dieser Stelle 16°, Luftfeuchtigkeit 66%.

Blüten ganz geöffnet; die fünf episepalen Antheren pollenbedeckt, in direkter Berührung mit den großbogigen, uhrfederartig zurückgerollten Narbenschenkeln. Die fünf epipetalen Antheren noch draußen vor den Blumenkron-

blättern stehend und geschlossen. — Es ist auf jeden Fall am Vormittag Protogynie vorausgegangen, der dann Autogamie folgte, die zu reichem Fruchtansatz führt. Fremdbestäubung durch Insekten ist hier total ausgeschlossen.

Beobachtung 24. Am gleichen Tag des 23. Juni 1912. Oberhalb des Reichenbachfalles in ziemlich sonnigerLage außerhalb des Bereichs des Sprühregens. Um 2 Uhr nachmittags: Temperatur 22° im Schatten. Luftfeuchtigkeit 56%.

Alle zehn Antheren abgeblüht und an die sternförmigen Narbenschenkel anliegend.

Beobachtung 25. Am gleichen Tage. Unten in der kleinen Ebene bei Meiringen an der Aare bei einem dichten Gebüsch. Um 3 Uhr nachmittags: Temperatur 27,2°, Luftfeuchtigkeit daselbst 48%. Narbe sternförmig: alle zehn Antheren verwelkt.

Beobachtung 26. In meinem Garten in Bern. Am 24. Juni 1912. Nach dem gestrigen, wohl heißesten Tage des Monats Juni, waren in der Nacht und am Vormittag des 24. Juni heftige, abkühlende Gewitterregen niedergegangen. Die Luft wurde sehr feucht.

Um 2 Uhr nachmittags: Temperatur 17°, Luftfeuchtigkeit 65%. Dieser plötzliche Wechsel der Witterung seit gestern hatte auf die Geranienblüten meines Gartens einen mächtigen Einfluß: auch um 2 Uhr nachmittags hatten sie sich nur halb geöffnet. Die Narbenschenkel spreizten in großen Bogen nach außen und unten und überragten die Antheren bedeutend, die jetzt noch geschlossen und von unten her den Narbenschenkeln angeschmiegt waren. Starke Protogynie.

Um 4 Uhr nachmittags stäuben die Antheren noch nicht. Erst um 6 Uhr haben sich einige Antheren entleert und bleiben den großbogigen Narben angeschmiegt.

Beobachtung 27. Am 25. Juni 1912 im Garten. Seit gestern Nachmittag nicht mehr geregnet, aber stark abgekühlt. Die Nacht war kühl gewesen. 8 Uhr morgens: Temperatur 14°. — Die genau mit Fadenzeichen markierten Blüten von gestern noch in ganz gleichem Zustand wie gestern um 6 Uhr abends, d. h. an einigen noch alle zehn Antheren geschlossen, an andern erst die fünf episepalen stäubend an den großbogigen Narbenschenkeln. Die Luftfeuchtigkeit betrug seit gestern 66%. — Die Wärme steigt im Lauf des Vormittags rasch auf 19° im Schatten und mit ihr nimmt die Luftfeuchtigkeit ab. Der heutige Tag ist hell und schön. Daher springen nun alle Antheren in den markierten Blüten rasch und um 12 Uhr mittags sind die meisten abgefallen. Das Blühen dieser Exemplare hatte $1^1/_2$ Tage gedauert.

Aber auch die jungen Blüten, die erst heute Morgen sich frisch und zum erstenmal entfaltet hatten, zeigen 10 entleerte Antheren, die an die sternförmigen Narben angedrückt sind. Das Blühen hatte bei ihnen, da wieder gutes, warmes Wetter eingetreten war, nur einen halben Tag gedauert.

Beobachtung 28 (Versuch). Am 25. Juni 1912 im Zimmer. Gestern abend wurden einige Blüten, deren zehn Antheren bis 6 Uhr noch nicht gesprungen waren, ins Zimmer gebracht, wo eine Temperatur von 17° herrschte. Heute nun (Vormittag) sind alle zehn Antheren pollenbedeckt der Narbe angedrückt.

Beobachtung 29. Am 15. Juli 1912. In Pöschenried bei Lenk (ca. 1200 m). Gutes, warmes Wetter. Sonne. Ausgesprochene Protandrie um 9 Uhr morgens, indem die fünf episepalen Antheren über der noch geschlossenen Narbe

sich öffnen, bevor sie sich sternförmig teilt. Später Autogamie. Dies an offenen Stellen.

Im Schatten auch Protandrie, aber die fünf episepalen Antheren beginnen sich später über der geschlossenen Narbe zu öffnen. Die geringe Lichtstärke[1]) vermag nur eine Verzögerung, nicht aber eine Änderung der Blühphasen herbeizuführen, vorausgesetzt, daß das Wetter im allgemeinen warm ist.

Beobachtung 30. Am 21. Juli 1912 in Pöschenried. Gestern hatte es bis auf 1500 m herab geschneit. Es war kalt. Gestern abend 6 Uhr maß ich 6°.

Heute, morgens 11 Uhr, 9° an der Beobachtungsstelle. — Alle Blüten von *Geranium Robertianum* erst halb offen und noch alle zehn Antheren in unreifem Stadium. Die Narben sind spreizend. Protogynie.

Beobachtung 31. Am 22. Juli 1912 am Hohberg bei Ifigenalp, ca. 1900 m hoch, mitten im Grobschutt einer großen Schutthalde. Nach dem gestrigen schlechten Wetter auch heute noch kalte Nebel. Von 1800 m an liegt an schattigen Stellen heute noch „Neuschnee". — Alle Blüten von *Geranium Robertianum* an dieser Lokalität mit großbogigen Narbenschenkeln und angedrückten, teils stäubenden Antheren um 11 Uhr vormittags.

Beobachtung 32. Im August 1912 in meinem Garten. Der ganze Monat zeichnete sich durch häufige Niederschläge und relativ niedrige Temperaturen aus. Dementsprechend verlief das Blühen bei *Geranium Robertianum*: Häufig erfolgte das Platzen der Antheren erst nach 2—2½ Tagen, nachdem die Narbenäste sich schon lange vorher entwickelt hatten (Protogynie). Am 24. August, nachdem wieder eine Reihe von kalten Regentagen vorausgegangen war, bemerkte ich abends 6 Uhr folgendes:

Ein paar Blütenknospen hatten die grannenartigen Fortsätze der Kelchblätter zu spreizen begonnen, und zwischen ihnen sah man schon jetzt die sich sternförmig entfaltenden Narbenäste hervorgucken, die sich während den folgenden ein bis zwei Regentagen so sehr verlängerten, während die Antheren geschlossen auf höhere Temperaturen paßten, ehe sie ihren Pollen auf die Narben entleerten.

So früh beginnt also unter Umständen die Protogynie, d. h. schon in der Knospe.

## 5. Rückblick auf die weiteren Beobachtungen und Versuche.

So mangelhaft und gering an Zahl meine Beobachtungen und Versuche über die einzelnen, den Blühmodus bestimmenden physikalischen Faktoren noch sind, so scheint doch daraus hervorzugehen, daß zwar das Licht auf das Öffnen der Granienblüte und deren Größe einen hervorragenden Einfluß ausübt, daß aber Temperatur und Luftfeuchtigkeit das eigentliche treibende Agens für den Blühmodus ausmacht, und zwar so, daß relativ hohe Temperaturen und einhergehende geringere Feuchtigkeit der Luft ein schnelleres Entleeren der Antheren bei einem Zurückbleiben der Narben (also im extremsten Fall Protandrie), und relativ niedrige Temperaturen mit einhergehender größerer Feuchtigkeit der Luft

[1]) resp. die damit einhergehenden tieferen Temperaturen.

ein verzögertes Entleeren der Antheren und ein Vorauseilen und bedeutendes Wachstum der Narben (also Protogynie) veranlassen.

Wir können uns allgemein so ausdrücken: Ähnliche Temperaturen und entsprechende Luftfeuchtigkeit veranlassen ähnlichen Blühmodus bei *Geranium Robertianum.*

Die Beobachtung 14 scheint dem Licht in Bezug auf Verzögerung oder Beschleunigung der Antherenreife zwar eine größere Rolle einzuräumen; allein wo Schatten ist, da herrscht auch eine tiefere Temperatur, und so muß die Verzögerung in der Antherenreife bei den Blüten unter dem Apfelbaum (Beobachtung 14, b) dieser zugeschrieben werden.

Daß das Licht auf den Blühmodus nicht bestimmend einwirkt, das erhellt besonders aus den Beobachtungen und Versuchen No. 16, 18 und 20. — Obwohl die Blüten infolge des Lichtmangels im Keller (Versuch 16) erst halb offen sind, so stäuben doch schon um 8 Uhr morgens die fünf episepalen Antheren an. der sternförmigen Narbe. (Weil hier im Keller nachtsüber kein Tau fiel und die Temperatur gegen draußen (Beobachtung 15) um je 1 Grad (morgens 8 Uhr) höher war.

Als dann am folgenden Tag auch im Freien die Temperatur wieder stieg (Beobachtung 17), verlief der Prozeß des Stäubens im Garten auch wieder rascher, während das Blühen im Keller (Beobachtung 18) bei 17° sich gleichblieb wie früher (Beobachtung 16).

Daß das Licht auf das Stäuben der Antheren keinen bedeutenden Einfluß ausübt, das ersehen wir auch sehr schön aus dem Versuch No. 20. Die Blüten im hellen Zimmer und diejenigen im absolut dunklen Schrank stäuben gleichzeitig, weil beiderorts gleiche Temperaturen von 18,5°, später von 19° herrschten. Dabei blieben die Narbenäste kurz, sternförmig, während sie im Garten bei 15° und häufigen Niederschlägen lang und bogenförmig wurden.

Daß relativ große Feuchtigkeit der Luft und niedrige Temperaturen das frühzeitige Springen der Antheren hemmen und das Wachstum der Narbenschenkel resp. Protogynie fördern, dafür sprechen die Beobachtungen 23, 26, 27, 31, 32 etc., wohingegen die Beobachtungen 22, 24, 25, 29 uns belehren, daß hohe Temperaturen und entsprechend geringerer Prozentgehalt an Luftfeuchtigkeit dem frühzeitigen Entleeren der Antheren Vorschub leisten und die Narben im Wachstum hindern. Diese Verhältnisse führen dann oft zu Protandrie oder je nach dem Maß und Zeit des Einwirkens dieser beiden physikalischen Faktoren zur Homogomie, ev. auch, wie wir schon früher (Beobachtung 10) gesehen haben, zu ausgesprochener Dichogamie.

Wenn die Zeit nur kurz ist, während welcher niedrige Temperatur und hohe Luftfeuchtigkeit einwirken, dann entsteht wohl oft Protogynie bei sternförmiger kleiner Narbe, da deren Äste nicht Zeit fanden, sich zu verlängern. Der gleiche protogyne Typus kann entstehen, wenn an einem relativ kühlen und feuchten Standorte die allgemeine rasche Erhöhung der Temperatur den normalen Verlauf des dortigen lokalen Blühens unterbricht. (Siehe Beobachtung 27, 21 und 22.) So waren um 1 Uhr im sehr schattigen und

feuchten Garten des Gr. Hotel des Alpes bei Meiringen schon alle zehn Antheren entleert und die Narbe klein, sternförmig, weil damals ein sehr heißer Tag war. Zu normalen Zeiten entwickeln sich dort sowohl als auch an der genannten Stelle am Brienzer-See zwischen Bönigen und Iseltwald Narben mit langen Schenkeln nach dem Schlechtwettertypus.

Das Gleiche hat unser Versuch No. 27 gezeitigt. Im Garten herrschte am Morgen des 25. Juni kühle Temperatur (14°). Die Blüten machten keine großen Fortschritte gegenüber dem vorigen Abend; nur die Narbenschenkel wurden lang. Da stieg im Laufe des Tages die Temperatur auf 19°. Sofort hatten sich die jungen Blüten, die erst heute aufsprangen, den veränderten physikalischen Bedingungen angepaßt: sie blieben bei sternförmigen, kleinen Narben, auf die sich bald die Antheren entleerten.

Das Blühen bei *Geranium Robertianum* geht also stets parallel der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit. Haben wir relativ hohe Temperaturen und geringe Feuchtigkeit der Luft, so können unter Umständen die Antheren so früh sich entleeren, daß die Narbe in ihrer Entwicklung nicht standhalten kann (Dichogamie oder doch Protandrie mit nachfolgender Autogamie) und nur ein wenig (sternförmig) spreizt. Haben wir aber niedere Temperaturen mit hohem Prozentsatz von Luftfeuchtigkeit, so öffnen sich die Antheren nicht, bis warmes Wetter eintritt, während inzwischen die Narbenschenkel wachsen und wachsen und sich oft uhrfederförmig zusammenrollen (Protogynie bei kleiner oder langer Narbe). Besonders gegen den Herbst, wo die Nächte und Schattenplätze sehr feucht sind, kann es dann vorkommen, daß die Narben schon in der Knospe sich zu teilen beginnen, wie ich vielfach in dem nassen und kalten August 1912 zu beobachten Gelegenheit hatte (Beobachtung 32).

## 6. Resumé und Schlussbemerkungen.

1. Die Beobachtungsergebnisse der verschiedenen Autoren gehen stark auseinander, weil jeder einseitig beobachtete.

2. Ausgedehnte Beobachtungen an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten und Wetterlagen lassen der Hauptsache nach alle bisherigen Ergebnisse zu recht bestehen, trotz ihres scheinbaren Widerspruchs, denn die Blüte von *Geranium Robertianum* ist variabel.

3. Es läßt sich ein Schönwetter- und ein Schlechtwettertypus nebst ihren Übergängen erkennen. Dem Schönwettertypus entspricht ein frühzeitiges Entleeren der Antheren (Protandrie mit späterer Autogamie, in extremen Fällen sogar Dichogamie) bei kleiner sternförmiger Narbe. Das Blühen kann in einem halben Tag erledigt sein.

Dem Schlechtwettertypus entspricht ein frühes Spreizen der Narbe, sogar schon in der Knospe, und ein spätes, verzögertes Stäuben der Antheren. Die Narben-

schenkel können oft eine bedeutende Länge erreichen und rollen sich uhrfederartig zurück. (Protogynie mit nachfolgender Autogamie.) Das Blühen kann erst nach 1½ bis 3 Tagen erledigt sein.

4. Wetterlage und Standort vermögen sich bis zu einem gewissen Grade aufzuheben, so daß an einem sehr feuchten und kühlen Standort auch bei im allgemeinen schönem Wetter der Schlechtwettertypus ausgebildet wird (Reichenbachfall etc.).

5. Um zu entscheiden, welche der drei physikalischen Faktoren: Licht, Temperatur, Feuchtigkeit der Luft den Blühmodus ganz besonders bestimmen, wurden vergleichende Messungen und Versuche eingeleitet.

6. Aus den Versuchsanstellungen und ferneren Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß zwar das Schließen resp. Öffnen der Blüten sowie ihre Farbe und Größe der Lichtwirkung unterliegt, daß aber Temperatur und relative Feuchtigkeit der Luft das eigentliche treibende Agens für den Blühmodus bei *Geranium Robertianum* ausmachen und daß relativ hohe Temperaturen mit geringem Feuchtigkeitsgehalt der Luft das frühe Stäuben der Antheren veranlassen, während relativ niedrige Temperaturen mit hohem Prozentsatz an Luftfeuchtigket das Stäuben der Antheren (oft um Tage) verzögern, das Wachstum der Narbenschenkel aber begünstigen.

7. Wir stellen als Hauptergebnis aus dem Bisherigen den Satz auf: Ähnliche Temperaturen mit entsprechender relativer Feuchtigkeit der Luft veranlassen bei *Geranium Robertianum* ähnlichen Blühmodus.

---

Zum Schluß möchte ich einer weißblühenden Varietät des *Geranium Robertianum* L. Erwähnung tun, die mir kürzlich Herr Dr. Baumberger in Basel in zwei Herbar-Exemplaren zusandte und die er im Juni dieses Jahres in der Jura-Klus von Court ziemlich reichlich angetroffen hatte. Nach seiner Mitteilung sind die Blüten schneeweiß, die Antheren intensiv gelb. Die Laubblätter sind etwas kleiner, zierlicher, die Behaarung stärker. Die charakteristische Rotfärbung an den Stengeln und Blättern fehlte völlig.

Nach meiner Untersuchung verhält sich (soweit sich die Verhältnisse an getrockneten Exemplaren beurteilen lassen) diese weiße Varietät des *Geranium Robertianum* L. (*Geranium Robertianum* L. var. *flore albo*) blütenbiologisch anders als die *Forma typica*.

Die Antheren stehen nämlich um 2—3 mm über der (an dem Herbarmaterial) geschlossen scheinenden Narbe. An andern Blüten, wo keine Antheren mehr vorhanden sind, erscheinen dann die Narbenschenkel sehr lang. Es möchte sich hier event. um eine ausgesprochen dichogame Form mit zeitlich früher Protandrie handeln. Der Durchmesser der geöffneten Blüte beträgt 14 mm, die größte Breite der Petalen 3½—4 mm, die Länge der ganzen Blüte

13 mm. Die Frage kann natürlich nur an frischem Material endgültig gelöst werden.

Herrn Dr. Baumberger auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für die Übersendung dieser seltenen Rarität!

Bern, 1. September 1912.

## Literaturverzeichnis.

1. Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena (Gust. Fischer) 1910.
2. Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. 2 Bde. Leipzig u. Wien 1891.
3. Kirchner, O., Flora von Stuttgart u. Umgebung. Stuttgart (Eug. Ulmer) 1888.
4. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. 1. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1898.
5. Knuth, R., *Geraniaceae*. (In: Das Pflanzenreich [Regni vegetabilis conspectus] von A. Engler. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1912.)
6. Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1873.
7. Müller, H., Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1881.
8. Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis des Blühens der einheimischen Phanerogamen. (Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. XX. 1902.)
9. Sprengel, Chr. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. (Ostwalds Klassiker d. exakten Naturwissenschaften. Bd. 48—51. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1894.)
10. Stäger, R., Selbstbestäubung infolge Wechsels der physikalischen Bedingungen. (Natur u. Offenbarung. Münster. Bd. 56. 1910.)
11. Stäger, R., Studien über die „Saftdecke“ der Labiaten. (Natur u. Offenbarung. Münster. 1901. Bd. 47.)

# Die blütenbiologischen Abänderungen bei Thlaspi rotundifolium.

Von

**Rob. Stäger.**

Die ältere Blütenbiologie glaubte ihre Pflicht getan zu haben, wenn sie an wenigen Blumen einer Spezies von irgend einer Lokalität das Verhältnis der Geschlechtsorgane zueinander studiert und registriert hatte. Heute kann man mit dieser Gepflogenheit sich nicht mehr zufrieden geben, seit besonders A. Günthart (1 u. 2)[1]) in seinen schönen Arbeiten gezeigt hat, daß der Blütenmechanismus nicht nach einem Schema funktioniert, sondern je nach Umständen, auch innerhalb der Art sogar, Dispositionen treffen kann. Das ist die blütenbiologische Variabilität. Die Blüte zeigt Abänderungen in ihrem sexuellen Verhalten infolge einer oft weitgehenden Reaktionsfähigkeit veränderten physikalischen Bedingungen gegenüber.[2])

Ganz besonders sind es die den Müllerschen Blumenkategorien A und A B, B und B[1] zugehörigen allotropen und hemitropen Blüten, die nicht, beziehungsweise nur halb an einen speziellen Besucherkreis von Insekten angepaßt sind, welche obgenannte Erscheinungen zeigen. Sind es gleichzeitig Alpenpflanzen, so kommen diese Eigentümlichkeiten um so lebhafter zum Ausdruck, da sie den verschiedensten und oft rasch wechselnden physikalisch-meteorologischen Faktoren unterstehen.

Eine dieser stark abändernden allotropen Alpenpflanzen ist *Thlaspi rotundifolium*, die ich an verschiedenen Stellen und unter dem Einfluß verschiedener Atmosphärilien zu untersuchen Gelegenheit hatte.

Da ihre Blüteneinrichtung schon von früheren Beobachtern studiert worden ist, so will ich zuerst deren Ergebnisse kurz anführen:

---

[1]) Nummer hinten im Literaturverzeichnis.

[2]) Siehe auch meine Arbeit über das Blühen von *Geranium Robertianum* L. etc. (No. 7 hinten im Literaturverzeichnis.)

Schulz (s. Knuth, P., Handb. der Blütenbiologie. II, 1. p. 117) fand die Blüte auf Dolomitgeröll in Tirol homogam, mit vier gleichhoch liegenden und gleichzeitig entwickelten Antheren und Narben. Die Autogamie war durch Wegdrehen der vier langen Antheren gegen die zwei kurzen unmöglich gemacht. Eine Berührung der entwickelten Narbe fand in keinem Fall statt. Die zwei kurzen Staubblätter erreichten die Narbe überhaupt nicht. — Der Nektar, der am Grunde der kurzen Staubblätter in reichlicher Menge abgesondert wurde, war 3—4 mm tief geborgen.

Kirchner (3) beschreibt die Blüteneinrichtung der ebensträußigen Abart unserer Pflanze (*Thlaspi rotundifolium* var. *corymbosum* Gay), die er am 23. August 1890 am Riffelberg bei Zermatt untersucht hatte, als protogyn und autogam.

Nach seinen Ausführungen sind die sämtlichen Antheren dieser im übrigen der Stammform sehr ähnlichen Blüte „beim Beginn des Blühens noch geschlossen und die bereits in diesem Stadium entwickelte Narbe steht in dem noch kleinen Blüteneingang, meistens tiefer, bisweilen aber auch höher als die Antheren der zwei längeren Staubblattpaare.“ Haben sich die Blüten dann einmal ganz ausgebreitet, „so sind die Antheren der vier längeren Staubblätter geöffnet, die der zwei kürzeren, welche seitlich etwas mehr nach außen abgespreizt sind, öffnen sich kurz nachher. — Alle Antheren springen nach innen auf und verändern ihre Lage nicht. — Die Antheren der längeren Staubblätter ragen etwas aus dem Blüteneingang hervor, die der kürzeren und die Narbe stehen in demselben. Spontane Selbstbestäubung ist in diesem Zustand wohl möglich, jedoch sind alle Antheren von der Narbe entfernt.“ Kirchner fand vier kleine grüne Nektarien zu je zwei beiderseits an der Basis eines kurzen Staubblattes.

Günthart (1), der die Blüte der Stammform am 10. Mai 1901 im Fröbelschen Garten in Zürich untersuchte, taxiert sie als protogyn und allogam. „Die Narbe steht bei den schon einige Zeit blühenden Exemplaren etwa in der Mitte zwischen den unteren und den oberen Antheren. Sie trägt schon früh Papillen und wird nun gehoben, bis sie um eine halbe Antherenlänge über die längeren Staubblätter und ziemlich hoch aus der Blüte herausragt. Erst jetzt beginnen diese zu stäuben. Spontane Autogamie ist hier also noch sicherer verhindert, als bei den von Schulz untersuchten Exemplaren, wo sie nur durch die Abdrehung der Staubblätter erschwert ist, wo aber beiderlei Geschlechtsorgane gleiche Länge besitzen.“

Im Gegensatz zu Schulz fand Günthart vier Nektarien zwischen den kurzen Staubblättern und der Basis der längeren, „doch mehr gegen die letzteren hin“ als große, nach außen ziemlich spitz vorspringende fleischige Körper. Auch stehen die vier Honigdrüsen in keiner Weise miteinander in Verbindung.

## Eigene Beobachtungen.

Meine eigenen Beobachtungen an der Blüte von *Thlaspi rotundifolium* erstrecken sich auf fünf verschiedene Standorte. Zuerst untersuchte ich deren blütenbiologische Verhältnisse am Col d'Emaney, dann am Col du Jorat und am Col de Susanfe. Diese drei Punkte liegen im Unterwallis, im Gebiet der Tour Sallières, bez. der Dent du Midi und werden von der hochgelegenen Alp Salanfe (1950 m) aus leicht erreicht.

Weitere Beobachtungen an der Thlaspiblüte fanden statt am Gipfel des Faulhorns und am Rohrbachstein, beide im Berner Oberland.

1. Am Col d'Emaney, bei ca. 2400 m, am 21. Juli 1909 auf der rauhen Nordseite dieses Passes. Es hatte die ganze Zeit kaltes Wetter geherrscht mit vielen Niederschlägen. Der Schnee war (im Juli) bis auf 1800 m herab gefallen. Große Schneefelder zogen sich bei unserm Besuch noch fast bis 2000 m herab, und eisiges Schmelzwasser durchtränkte das Geröll daneben, welches trotzdem von *Thlaspi rotundifolium* in Menge überwuchert wurde. Ich machte hier folgende Beobachtungen: Die rein lilafarbenen Petalen, die kein dunkles Adernetz erkennen lassen, sind 6—7 mm lang, und zwar entfallen hiervon 4 mm auf die Nägel und 2—2½ mm auf die etwas nach außen zurückgeschlagene Platte, die 2—2½ mm breit ist. Es macht sich eine leichte Assymmetrie der Korolla dadurch geltend, daß die zwei nach dem Zentrum des Blütenstandes gekehrten Petalen etwas kleiner als die zwei nach außen gerichteten Petalen sind. Genaue Angaben hierüber macht Günthart (2) Seite 87 ff.). Am Grunde des Kelches, dessen Blätter aufrecht stehen, machen sich deutlich erkennbare flache Ausbuchtungen bemerkbar. Nektarien habe ich in keinem Fall mehr als zwei, je eines am Grunde der kleinen Staubgefäße auffinden können. Dieselben mochten durch Konfluenz von ehemals vier Nektarien entstanden sein. Doch lag ihre Hauptmasse am Grunde und hart zu beiden Seiten des kleinen Staubgefäßes und neigte nicht etwa gegen die Basis der vier großen Staubgefäße hin. Von häutigen Leisten an den großen Staubgefäßen habe ich nichts wahrnehmen können.

Die Narbe ist etwas früher reif (protogyn) als die Antheren. Die vier großen Staubgefäße ragen um halbe bis ganze Antherenlängen über den Narbenkopf hinaus und legen ihre Staubbeutel schief oder dachförmig direkt auf die Narbe, die sie mit Pollen bestreuen (Autogamie). Ja, sehr oft erreichen auch die zwei kürzeren Staubgefäße mit ihren Antheren direkt die Narbe. Von Abdrehung der vier längeren Staubgefäße gegen die zwei kürzeren ist keine Spur zu bemerken. Nein, alle sechs Antheren neigen dachig der Narbe zu und berühren sie. Aber auch ohne direkte Berührung würden sie dieselbe mit Pollen bestreuen, da sie etwas tiefer und in der Fallrichtung des Pollens gelegen ist.

Nach einem kurzen protogynen Stadium ist also ausgesprochene Autogamie vorhanden.

Um der Ungunst der Lage und des Wetters noch besser Stand zu halten, weist *Thlaspi rotundifolium* am Col d'Emaney überdies kleistogame Blüten auf, die, stecknadelkopfgroß, in der untern Partie der Infloreszenz zwischen den Stielchen der normalen Blüten sich finden und die beim näheren Zusehen einen kurzen Griffel mit sechs an die Narbe angepreßten Antheren beherbergen. Daß ihre Selbstbestäubung von Erfolg begleitet ist, beweisen die angesetzten Früchte.

2. Am Col du Jorat, bei ca. 2200 m. Am 23. Juli 1909, in Südexposition, auf trockenem, sonnendurchglühtem Kalkgeröll an einem sehr klaren und warmen Tag. Hier war der Befund ein ganz anderer[1]) als drüben am Col d'Emaney. Nämlich: die Narbe ist hier am Col du Jorat zwar auch stets früher reif als die Staubgefäße und mit den vier längeren anfänglich in gleicher Höhe, sie wächst dann aber rasch um eine halbe Antherenlänge über die letzteren hinaus. Zudem sind die vier langen Staubgefäße deutlich gegen die zwei kurzen abgedreht, so daß Selbstbestäubung verhindert ist. In manchen älteren Blüten stand zwar die Narbe nicht höher als die vier langen Staubgefäße, aber auch hier wurde die Autogamie durch die Abdrehung der langen Staubgefäße von der Narbe wirksam hintangehalten.

Wir konnten aber an diesen Thlaspiblüten vom Col du Jorat künstlich Autogamie erzielen, wenn wir die Pflanzen einen Tag an einer schattigen, kühlen Stelle des Hotelzimmers auf der Salanfe-Alp in ein Glas mit Wasser stellten. — Nektarien wie bei No. 1.

3. Am Col de Susanfe, bei ca. 2200 m, am 24. Juli 1909. (Auch auf den Moränen der Tour Sallières.) Sonniger, warmer, heller Tag. Um 10 Uhr vormittags war an den offenen Blüten die vollentwickelte Narbe immer etwas tiefer stehend als die vier großen Staubgefäße und früher reif wie diese, die gegen die zwei kürzeren Staubgefäße, noch bevor sie stäubten, abgedreht waren, so daß ihre Antheren etwa $^1/_2$ mm von der Narbe entfernt waren. Wir konstatieren also am Anfang Protogynie und Abdrehung der vier längeren Staubgefäße, so daß Fremdbestäubung möglich, Selbstbestäubung aber gegen Ende des Blühens, oder sobald rauhes Wetter eintreten würde, nicht ausgeschlossen ist. Die Blüten am Col de Susanfe bilden somit ein Zwischenglied zwischen denen des Col d'Emaney und denen des Col du Jorat, wahrscheinlich bedingt durch das momentane warme Wetter. Bei schlechtem Wetter würden sie aber dem Typus vom Col d'Emaney am nächsten stehen.

4. Am Gipfel des Faulhorns, bei 2650 m, am 23.—24. Juli 1911, beim heißesten Wetter. Ich notierte: Durchmesser der Einzelblüte durchschnittlich 6 mm. Der Honig ist 3 mm tief geborgen und wird an der Basis der zwei kürzeren Staubgefäße abgesondert. Die knopfige Narbe ist früher reif als die Antheren und schaut aus der Knospe und halboffenen Blüte, noch bevor sie sich erschlossen hat, empfängnisfähig hervor, indem sie die noch total unreifen Antheren, die, noch an kaum 1 mm langen Filamenten sitzend im Blüteninnern verborgen sind, um 1 mm überragt.

Dieses protogyne Stadium dauert wenigstens einen Tag lang (I. Stadium). Am folgenden Tag, nachdem sich die Blüte ganz entfaltet hat, wachsen die Staubgefäße rasch, so daß die vier längeren meistens um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die Narbe hinausragen und die Antheren der zwei kürzern Staubgefäße auf gleicher Höhe mit ihr stehen, ja sehr oft auch

[1]) Vergleiche auch Stäger, R., Selbstbestäubung infolge Wechsels der physikal. Bedingungen. No. 6 des Literaturverzeichnisses.

etwas über dieselbe hinausgehen. Dabei sind die reifen Antheren der vier längeren Staubgefäße keineswegs gegen die zwei kürzeren abgedreht, sondern neigen im Gegenteil kuppelartig oder dachig über der tiefer stehenden Narbe zusammen, so daß der Pollen direkt auf dieselbe fallen kann. Es ist also jetzt ausgesprochene Autogamie vorhanden. (II. Stadium.)

Erst an älteren Blüten mit verwelkenden Antheren und turgorlosen Korollen bemerkte ich manchmal eine gewisse Abdrehung der größeren gegen die kleineren Staubgefäße. Ich erkläre mir dies als eine Begleiterscheinung der Spannungsdifferenz in den Filamenten beim Verblühen.

Daß hier trotz des wärmsten, trockensten Wetters (es hatte seit 14 Tagen keinen Tropfen geregnet) Autogamie doch so ausgesprochen ist, muß verwundern. Vergessen wir aber nicht, daß die bedeutende Höhenlage des Standortes von 2650 m, die klimatisch im Wallis einer solchen von vielleicht 2800 m entsprechen würde, den günstigen Einfluß des Wetters aufheben kann. Auch beim schönsten Wetter sind die Nächte hier oben kalt und die Temperatur fällt häufig auf den Gefrierpunkt.

5. Am Rohrbachstein, bei ca. 2900 m, am 27. Juli 1912, auf dem Grobschutt vor dem Gipfel. Die fein duftenden Blütenstände werden von einer Vanessaart zahlreich besucht. Es ist helles, sonniges Wetter, bei heftigem Wind. Tagelang hat es vorher geregnet und tief hinunter geschneit.

Aus der halboffenen Blüte ragt die frühreife Narbe um eine halbe bis eine ganze Antherenlänge über die noch geschlossenen und tiefer liegenden Antheren hinaus. — Dann wachsen die Staubgefäße rasch in gleiche Höhe mit der Narbe oder meistens über dieselbe hinaus, und neigen alle sechs Antheren dachig gegen die Narbe, auf welche sie den Blütenstaub ausschütten. Stadium I = Protogynie; Stadium II = Autogamie.

Eine Abdrehung der größeren vier Staubgefäße findet in keinem Falle statt. Bei schlechtem Wetter ist die Blüte rein auf Autogamie angewiesen. Bei warmer Witterung findet überdies durch den zahlreichen Besuch von Schmetterlingen Kreuzung statt.

---

Ein Vergleich meiner Beobachtungsresultate mit denen anderer Autoren zeigt deutlich ein häufigeres Vorkommen von Selbstbestäubung bei *Thlaspi rotundifolium*, als bisher angenommen worden war. In drei bis vier von fünf Fällen konnte ich im II. Stadium Autogamie nachweisen, und zwar nicht etwa bei der Var. *corymbosum*, sondern bei der Stammform, bei der Autogamie bisher überhaupt nicht beobachtet worden zu sein scheint. Neu ist auch das Vorkommen von Kleistogamie. Betreffs der Nektarien stimme ich ziemlich mit Schulz überein.

Studieren wir die drei verschiedenen Ergebnisse von Schulz, Kirchner und Günthart und meine fünf neu hinzugekommenen genauer, so bemerken wir, daß kaum zwei miteinander vollständig übereinstimmen, sondern Grade oder Stufen der Variabilität

darstellen im Sinne eines Plus oder Minus. Schulz zum Beispiel findet zur Vermeidung der Autogamie nur die Abdrehung der vier längeren Staubgefäße vor. Im Falle Günthart wird Autogamie nicht nur durch die Abdrehung der Antheren, sondern überdies durch das Herauswachsen der Narbe aus dem Bereich der stäubenden und abgedrehten Antheren vermieden. Die Variabilität ist demnach einen Grad weiter gediehen. Ferner: Günthart weist Protogynie und Fremdbestäubung nach; am Col du Jorat bestätige ich dieselbe Erscheinung, aber am Col de Susanfe liegt die Sache schon wieder etwas anders. Ich beobachte dort auch Protogynie und Allogamie — aber gegen das Ende der Anthese muß ich Autogamie annehmen, da die Abdrehung hier nicht so energisch ist wie drüben am Col du Jorat oder bei Günthart. Dagegen bedeutet mein Fall am Col d'Emaney oder am Faulhorn oder am Rohrbachstein gegenüber dem Fall Kirchner einen Grad weiter zur Autogamie.

Kirchner schreibt: „Die Antheren der längeren Staubblätter ragen etwas aus dem Blüteneingang hervor, die der kürzeren und die Narbe stehen in demselben; spontane Selbstbestäubung ist in diesem Zustand wohl möglich, jedoch sind die Antheren von der Narbe entfernt.“

In meinen genannten Fällen ist die Autogamie nicht nur „wohl möglich“, sondern sie muß unter gegebenen Umständen mit Sicherheit eintreffen, da die stäubenden Antheren (oft alle sechs) direkt über der reifen Narbe eine Kuppel oder ein Dach bilden, wie des öfteren hervorgehoben wurde.

Nach dem Grad der blütenbiologischen Variabilität geordnet, würde sich folgende Reihenfolge der bisher beobachteten Fälle ergeben:

a) Schulz (Tirol, Höhe?), Homogamie und Allogamie.
b) Günthart (Zürich, ca. 500 m), Protogynie und Allogamie.
c) Stäger (Col du Jorat, 2200 m), Protogynie und Allogamie.
d) Stäger (Col de Susanfe, 2200 m), Protogynie und Allogamie mit Autogamie am Schluß.
e) Kirchner (Riffelberg, ca. 2600 m), Protogynie und Autogamie möglich.
f) Stäger (Col d'Emaney, ca. 2400 m), Protogynie und ausgesprochene Autogamie.
g) Stäger (Faulhorn, 2650 m), Protogynie und ausgesprochene Autogamie.
h) Stäger (Rohrbachstein, 2900 m), Protogynie und ausgesprochene Autogamie, nebst Kreuzbefruchtung.

Aus dieser Zusammenstellung gewinnen wir auch einen Einblick in die Ursache der Abänderung. Ich habe schon früher in dieser Arbeit bei Anlaß der Schilderung meiner Beobachtung am Faulhorn betont, daß die bedeutende Höhenlage den günstigen Einfluß des Wetters aufzuheben vermöge, weil die Nächte in diesen Höhen beträchtlichen Temperaturabfall aufweisen. — Gehen wir nun die Zusammenstellung mit Hinsicht auf die Höhenangaben durch, so finden wir (Schulz kann nicht verwertet werden, weil die Höhenangabe fehlt), daß bis zu 2200 m über Meer, und dazu

bei besonnter Lage, Allogamie durch Abdrehung der vier längeren Staubblätter und Hinauswachsen der Narbe aus dem Bereich der stäubenden Antheren gewährleistet ist, daß aber in noch höheren Gebirgsregionen trotz des wärmsten Wetters bei Tag, Autogamie die Regel ist, neben der an warmen Tagen Kreuzbestäubung überdies vorkommen kann. Es liegt somit nahe, die Ursache des verschiedenen Blühens oder der blütenbiologischen Abänderung bei *Thlaspi rotundifolium* in der Änderung physikalisch-meteorologischer Faktoren zu erblicken.

## Literatur.

1. Günthart, A., Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. (Bibliotheca Botanica. H. 58. 1902.)
2. —, Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena (Gustav Fischer) 1910.
3. Kirchner, O., Beiträge zur Biologie der Blüten. Stuttgart (Alfr. Müller & Co.) 1890.
4. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. 1. Leipzig (Wilh. Engelmann) 1898.
5. Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich (Alb. Raustein) 1908.
6. Stäger, R., Selbstbestäubung infolge Wechsels der physikal. Bedingungen. (Natur u. Offenbarung. Münster. Bd. 56. 1910.)
7. —, Das Blühen von *Geranium Robertianum* L. unter dem Einfluß veränderter physikalischer Bedingungen. (Beihefte z. Botan. Centralbl. Bd. XXX. Abt, I. 1912.)

# Systematisch-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen.

Von

**H. Solereder**, Erlangen.

Mit 53 Abbildungen im Text.

Anläßlich der Bestimmung einer zur Hydrocharitaceen-Gattung *Ottelia* gehörigen Pflanze, welche aus madagaskarischen, durch August Loher zugekommenen Samen im hiesigen botanischen Garten zur Blüte gelangt war, beobachtete ich Sekretzellen (Fig. 43 u. 46—47), die durch ihre Gestalt, ihren Chlorophyllgehalt und die Art der Sekretion sich besonders auszeichneten. Dieselben haben eine ellipsoidische, hantelförmige oder kugelige Gestalt, liegen in den einzellschichtigen Scheidewänden der Interzellularräume, wölben sich mit ihren beiden Seitenflächen in die Interzellularräume hinein und bringen an der Außenseite der Seitenflächen je einen Tropfen ätherischen Öles zur Ausscheidung. Eine Umschau nach der Verbreitung dieser Sekretionsorgane, die nur noch bei der Gattung *Boottia* (Fig. 50—53) konstatiert wurden, zeigte mir, daß bei anderen Hydrocharitaceen Sekretzellen von anderer Natur vorkommen, die zum Teil schon in der Literatur erwähnt sind, Sekretzellen mit hellem, harzigem oder öligem Inhalt und verschieden gestaltete gerbsäurehaltige Sekretzellen, deren Sekret in der lebenden Pflanze hell ist und die sogenannte Lindtsche Reaktion gibt, in der getrockneten Pflanze dagegen braungefärbt ist. Die Feststellung der Sekretzellen von Gattung zu Gattung erforderte eine genaue Untersuchung des Blattes, die im Herbarmaterial recht oft wegen der vielen anhaftenden Algen und des Zusammentrocknens des interzellularreichen Blattgewebes besondere Präparationsmaßregeln notwendig machte. So dehnte sich die geplante Umschau weiter aus und es entstand die vorliegende Abhandlung. Beschäftigt mit Vorarbeiten für eine Systematische Anatomie der Monokotyledonen, wollte ich auch die Gelegenheit benützen, die Blattanatomie einer monokotylen Familie, die größtenteils submerse

Gewächse enthält, durch eigene systematische Untersuchung kennen zu lernen. Es ergaben sich hierbei auch spezielle systematische Resultate, welche namentlich in den Gattungskapiteln von *Halophila, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Ottelia* und *Hydrocharis* enthalten sind und für den künftigen Monographen der Familie von einigem Wert sein dürften.

Untersucht wurden alle Gattungen. Von *Blyxa, Lagarosiphon, Ottelia* und *Boottia* stand mir nur geringes Artmaterial zur Verfügung; die Untersuchung des gesamten nach den von mir gesichteten Verhältnissen möchte ich an dieser Stelle empfehlen. Das von mir benutzte Herbarmaterial stammt größtenteils aus dem Münchener Herbar (H. M.), dann auch aus dem hiesigen (H. E.). Material von *Elodea*-Originalien erhielt ich aus Kew und Paris, von *Lagarosiphon muscoides* aus Leipzig.

## Allgemeiner Teil.

Die Hydrocharitaceen umfassen bekanntlich Süßwasser- und Meerespflanzen, deren Blätter eine verschiedene Gestalt und Größe haben, dabei entweder ganz untergetaucht bleiben oder sich ganz oder teilweise über dem Wasserspiegel erheben oder mit ihren Spreiten schwimmen. Für eine richtige Würdigung der anatomischen Struktur des Blattes für die Systematik ist es notwendig, die äußeren Gestaltungs- und die Lebensverhältnisse des Blattes zu berücksichtigen, weshalb zunächst kurz auf diese eingegangen werden muß. Einem ersten und einfachsten Blattypus gehören die untergetauchten, stiellosen, längeren oder kürzeren, einnervigen Blätter der Gattungen *Hydrilla, Elodea* und *Lagarosiphon* an. Ein zweiter Blattypus vereinigt die Familienangehörigen mit submersen, längeren bis sehr langen, grasblattartigen oder bandförmigen Blättern, die von mehreren Längsnerven durchzogen werden und auch Quernerven besitzen. Es sind dies zunächst die Gattungen *Vallisneria* (inkl. *Nechamandra), Blyxa, Enalus* und *Thalassia*. Diesen schließen sich noch an *Stratiotes*, dessen Blätter zum Teil über Wasser, zum Teil in ihrer ganzen Länge oder mit dem größten Teil ihrer Länge submers sind, und bestimmte *Ottelia*- und *Boottia*-Arten[1]) mit ihren submersen bandförmigen Blättern. Der dritte Blattypus zeigt die vorgeschrittene Differenzierung in einem Blattstiel und in eine verschieden gestaltete, stets stärker in die Breite entwickelte, mit mehreren Längsnerven und gewöhnlich auch Quernerven versehenen Spreite. Dahin gehören die untergetauchten Blätter von *Halophila*[2]), die untergetauchten Blätter, sowie die Luft- und Schwimmblätter bei bestimmten *Ottelia*- und *Boottia*-Arten, die Schwimm- und Luftblätter von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria*.

---

[1]) Bezüglich der Blätter von *Ottelia* und *Boottia* siehe Gürke, in Festschrift für Ascherson. Leipzig 1904. p. 534.

[2]) *H. spinulosa* Aschers. hat nach Ascherson und Gürke (15) wenigstens einen verschmälerten Spreitengrund.

Die Mehrzahl der Hydrocharitaceen hat submerse Blätter. Dementsprechend findet sich bei der größeren Zahl der Gattungen eine Reihe von Strukturverhältnissen, welche den Blättern der submersen Pflanzen überhaupt eigen sind und welche bekanntlich durch H. Schenck (13) und andere festgestellt wurden. Dahin sind zu rechnen: Der Chlorophyllgehalt der Epidermis, der übrigens als vererbter Charakter allen Hydrocharitaceen zukommt, der Mangel der Stomata, das Fehlen von typischen Tracheen in den Nervenleitbündeln, die Entwicklung großer, oft luftgangartig ausgebildeter und dann von charakteristischen „perforierten Querdiaphragmen“ durchsetzter Interzellularräume, das Fehlen von Palisadengewebe und typischem Schwammgewebe, die Ausbilduug des Mesophylls aus „erbreiterten, tangential gestreckten“ Zellen, die meist in einschichtige, durch die Lufträume voneinander getrennte Gewebelamellen vereinigt sind, das seltene und meist auf den Blattrand beschränkte Vorkommen von Trichomen der Deckhaarform und das Fehlen von Drüsenhaaren, abgesehen von den weitverbreiteten sogenannten „Achselschüppchen“, die bisweilen Schleim sezernieren. Die einfachste Blattstruktur tritt bei den Blättern des ersten Typus, sowie bei der Gattung *Halophila* entgegen, bei welchen der größte Teil des Blattes, nämlich abgesehen von der nächsten Umgebung der Nerven, nur aus den beiden Epidermisplatten besteht, die fast ausschließlich die Assimilationsarbeit besorgen. Palisadengewebe und Spaltöffnungen finden sich nur in den aus dem Wasser hervortretenden Blatteilen von *Stratiotes* und in den Luft- und Schwimmblättern des dritten Typus. Was man nach den Ausführungen von Schenck (13, p. 9), der für die meisten submersen Blätter und Stengel das Fehlen der inneren Sekretbehälter hervorhebt, nicht erwarten konnte, das ist das häufige Vorkommen von Sekretzellen, welche nur bei vier Gattungen fehlen.

Besondere anatomische Verhältnisse, welche die ganze Familie charakterisieren und von anderen monokotylen Familien unterscheiden lassen, sind nicht vorhanden. Man kann in dieser Hinsicht nur anführen, daß der oxalsaure Kalk nie in Form von typischen Raphidenbündeln ausgeschieden ist und daß, wo Stomata vorkommen, in der Regel die Schließzellenpaare an beiden Längsseiten von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet sind. Dagegen haben sich zahlreiche Strukturverhältnisse, so insbesondere die nähere Beschaffenheit der Sekretzellen und ihres Sekretes, und dann die verschiedene Ausbildung der mechanischen Elemente, welche nicht überall in Einklang mit dem mechanischen Prinzip entwickelt sind (siehe auch Sauvageau [16]), als wertvoll für die Abgrenzung der Gattungen und Arten und die Bestimmung von sterilem Material herausgestellt.

Ich gehe nun zur näheren Besprechung der Blattstruktur über und beginne mit der Epidermis. Die Gestalt der gewöhnlichen Epidermiszellen, womit die Zellen der Blattfläche, ausschließlich der am Rand und über den Nerven gelegenen verstanden sein sollen, ist verschieden. Es lassen sich in dieser Hinsicht

namentlich in der Flächenansicht annähernd isodiametrische Epidermiszellen mit geradlinigen oder mit schwach oder etwas stärker gebogenen Seitenrändern und in der Flächenansicht vierseitige, in der Längsrichtung des Blattes gestreckte und dann zumeist in dieser Richtung reihenweise angeordnete unterscheiden. Mehr oder weniger isodiametrische Epidermiszellen mit geradlinigen Seitenrändern, also polygonal in der Flächenansicht, sind bei Arten von *Halophila, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa, Stratiotes, Ottelia, Boottia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* beobachtet, mehr oder weniger isodiametrische mit schwach welligen Seitenrändern bei Arten von *Halophila, Ottelia, Boottia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria*, annähernd vierseitige und in deutliche Längsreihen angeordnete, kurz- bis langgestreckte bei Arten von *Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa, Enalus, Thalassia* (hier fast isodiametrisch), *Stratiotes* und *Boottia*. Die vierseitigen, in Längsreihen angeordneten Epidermiszellen finden sich namentlich in den schmalen Blättern, die besonders dem Wassertypus entsprechen. Die Anordnung der Zellen in Längsreihen parallel zur Blattlänge ist mitunter auch bei Arten, deren Zellen isodiametrisch-polygonal sind (Arten von *Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa* und *Boottia*) oder wellige Seitenränder haben *(Ottelia Baumii)*, zu beobachten. Tief und dabei breit wellig gebuchtete Seitenränder kommen nirgends vor. Die Zellen der oberseitigen Epidermis in den Schwimm- und Luftblättern von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* und in den Schwimmblättern von *Boottia Schinziana* haben kleinwellige bis kleinzackige Seitenränder, welche bei tiefer Einstellung geradlinig sind und bisweilen leistenförmige Vorsprünge in den Winkelscheiteln der Zacken zeigen. Von besonderen Verhältnissen der Epidermis sind die folgenden anzuführen. Bei *Hydrilla*, den meisten *Elodea*-Arten, *Lagarosiphon* und *Blyxa radicans* sind die Epidermiszellen der Blattunterseite in auffallender Weise nur etwa einhalbmal so breit als die oberseitigen, mitunter noch schmäler, so daß das Breitenverhältnis beider 1 : 3 ist. Die unterseitigen Zellen sind dabei mehr oder weniger stark gestreckt und machen oft den Eindruck eines mechanischen Gewebes. Eine typisch und hoch papillöse Epidermis auf beiden Blattseiten hat Balfour für die von ihm unter dem Namen *Halophila stipulacea* untersuchten Art (= *H. Balfouri* m.) angegeben. Bei bestimmten Arten von *Halophila, Elodea* und *Lagarosiphon* findet sich eine bemerkenswerte Struktur der Außenwände (Fig. 1—2). Man beobachtet in der Mitte der Außenwand in vielen oder einzelnen Epidermiszellen ein kreisförmig oder elliptisch abgegrenztes Mittelfeld, das nach der bei *Halophila* ausgeführten näheren Untersuchung von einer verdünnten Wandstelle gebildet wird. Bei *Lagarosiphon densus* sieht man zuweilen zwei einander sehr genäherte und konzentrische Kreis- oder Ellipsenlinien statt einer einzigen als Außengrenze eines körnigen Mittelfeldes. Ein ganz besonders bemerkenswertes Vorkommnis ist die faserförmige Ausbildung der am Blattrand gelegenen unterseitigen Epidermiszellen (Fig.

6—7) bei allen *Elodea*-Arten außer *E. densa* und *Najas,* deren Zugehörigkeit zu *Elodea* noch in Frage steht, und bei *Lagarosiphon muscoides* und *Schweinfurthii.* Diese Faserzellen schließen sich an die Blattkantenzellenreihe an, sind typisch prosenchymatisch, meist dickwandig und englumig, liegen zu 2—6 nebeneinander oder schieben sich wenigstens mit ihren Enden nebeneinander und erreichen bisweilen (*E. guianensis)* eine Länge von fast 1 mm. Sie erstrecken sich gewöhnlich vom Blattgrund ab den ganzen Rand hinauf bis zur Blattspitze, greifen aber um diese nicht herum. Bei *E. callitrichoides* wurde ein stellenweises Aussetzen dieser Randfasern längs des Blattrandes beobachtet; bei *E. guianensis* beginnen sie erst in einer Entfernung von $4^1/_2$—$5^1/_2$ mm von der Blattbasis. Die in Rede stehenden Randfasern hat bereits Schenck (13, p. 17) für *E. canadensis* angegeben. Mögen sie das zarte Blatt gegen Einreißen schützen, auffallend und in systematischer Beziehung bemerkenswert ist, daß *Hydrilla verticillata,* welche so oft mit *E. canadensis* verwechselt wird, diese Randfasern nicht hat, wenn auch mitunter (siehe unter *Hydrilla)* die unterseitigen Randzellen stark gestreckt und in der Flächenansicht mit den Enden nach Art des Prosenchyms ineinander gekeilt sein können. Durch langgestreckte und stärkerwandige, aber parenchymatische Randzellen auf der Blattunterseite ist auch *Halophila ovata* var. *major* ausgezeichnet. Chlorophyllkörper trifft man überall in den Zellen der beiderseitigen Epidermis an. Sie finden sich nicht nur in der Epidermis der submersen Blätter und Blatteile, sondern auch in der Epidermis der über dem Wasserspiegel hervortretenden Blätter und Blatteile von *Stratiotes,* der Schwimmblätter von *Boottia Schinziana,* der Luft- und Schwimmblätter von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria.* Nur erscheinen sie in den nicht-submersen Blättern und Blatteilen oft weniger zahlreich und heller grüngefärbt, wie z. B. schon die Untersuchung der Epidermis in den verschiedenen Teilen eines mit seinem Ende in die Luft ragenden und sonst submersen Blattes von *Stratiotes* zeigt.

Spaltöffnungen sind nur da entwickelt, wo die Blätter nicht ausschließlich submers sind. Sie fehlen am Blatt von *Halophila, Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa, Enalus, Thalassia, Boottia* z. T. und *Ottelia* z. T. Sie finden sich bei *Stratiotes,* dort reichlich auf den beiden Seiten der Luftblätter und der aus dem Wasser hervorragenden oberen Blatteile, nur zu wenigen und nur an der Blattspitze in den ganz submersen Blättern, dann bei *Ottelia* vereinzelt am Blattrand augenscheinlich submerser Blätter, an den Schwimmblättern von *Boottia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* in großer Zahl oberseits und an den Luftblättern der drei letztgenannten Gattungen reichlich ober- wie unterseits. Der Spaltöffnungstypus ist im allgemeinen ein einheitlicher. An das Schließzellenpaar ist rechts und links eine zum Spalt parallele Nebenzelle angelagert. Abweichungen von diesem Typus, Querwände in den Nebenzellen oder gewöhnliche Nachbarzellen kommen bisweilen (siehe unter *Stratiotes* und *Ottelia*) vor. Auch die bei *Elodea* nur an den Spitzen der äußeren Perigonblätter

entwickelten, fast kreisrunden und zu zwei oder mehreren beisammenliegenden Schließzellenpaare haben keine Nebenzellen. Die Spaltöffnungen sind nicht nur in den längsgestreckten Blättern von *Stratiotes* parallel zueinander und parallel zur Längsachse des Blattes gerichtet, sondern auch in den breiterflächig entwickelten Spreiten von *Boottia Schinziana, Limnobium* und *Hydromystria* auf größere Stücke der Blattfläche hin parallel zueinander, während sie bei *Hydrocharis* mehr unregelmäßig gelagert sind. In den Luft- und Schwimmblättern von *Boottia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* liegen die Stomata der Blattoberseite einzeln über den Atemhöhlen, während in den Luftblättern der drei zuletzt genannten Genera sich meist mehrere, selten einzelne Spaltöffnungen über jeder Luftkammer der unteren Mesophyllhälfte finden. Die Schließzellen haben nie stark verdickte Eisodialleisten. Die äußeren Kutikularleisten sind gut ausgebildet, die inneren, wo vorhanden, nur schwach. Ob der Spaltenverschluß überall auf der Annäherung der stark verbreiterten äußeren Kutikularleisten erfolgt, wie Haberlandt (in Flora, 1887, p. 100 sqq. u. Taf. II, Fig. 6—7 u. 18) für *Limnobium Spongia* und *Hydrocharis morsus ranae* gezeigt hat, ist noch näher zu untersuchen. Hydathoden-Apparate, welche bekanntlich (siehe namentlich Minden, Beiträge zur anatom. und physiolog. Kenntnis Wasser sezernierender Organe, in Bibliotheca botanica, Heft 46, 1899, und die dort zitierte Literatur) an der Blattspitze von Wasserpflanzen nicht selten sind, kommen zunächst nach Weinrowsky (21, p. 19—20) in Form von Scheitelöffnungen („ouvertures apicales" bei Sauvageau) bei *Stratiotes* vor, indem an den älteren Blättern das die Blattspitze bildende Haar auffällt und zuweilen auch noch benachbarte Zellen abgeworfen werden. Eine besondere Beschaffenheit der Epidermis an der rechts und links von je einem Randhaar flankierten Blattspitze ist bei sechs *Lagarosiphon*-Arten konstatiert und möglicherweise für das Genus charakteristisch; die Epidermis besteht an dieser Stelle, in direktem Anschluß an die Nervenendigung, aus einer Gruppe von abgerundeten kleineren und oft dünnwandigen Zellen, die sich hier und dort *(L. muscoides)* loszulösen beginnen. Eine ähnliche Struktur hat auch die Blattspitze von *Elodea crispa*.

Das Mesophyll zeigt rücksichtlich seiner stärkeren oder schwächeren Entwicklung, seiner Differenzierung und der Gestaltung seiner Zellen mannigfache Verschiedenheiten. Bei einer ersten Gruppe von Hydrocharitaceen, zu denen die Gattungen mit dem ersten und einfachsten Blattypus, *Hydrilla, Elodea* und *Lagarosiphon*, sowie auch die mit einer deutlichen Blattspreite versehene Gattung *Halophila* gehören, besteht der größte Teil der Blattfläche nur aus den beiden Epidermisplatten. Grundgewebe (Mesophyll) ist bei *Hydrilla, Elodea* und *Lagarosiphon* nur in dem einzigen Nerven und dessen nächster Umgebung vorhanden, die zusammen bei stärkerer Entwicklung des Mesophylls ein mehr oder weniger schmales Mittelfeld der Spreite bilden, bei *Halophila* in ähnlicher Weise in der Umgebung des Mittelnerven, außerdem in den anderen Längsnerven und den Seitennerven. Dieses Grundgewebe, Nervenbegleitgewebe

und Mesophyll, besteht aus mehr oder weniger stark in der Richtung der benachbarten Nerven gestreckten Zellen, welche parallel zu den Nerven in Reihen angeordnet sind. In den breiteren Mittelfeldern mit reichlicher entwickeltem Mesophyll verlaufen in der Richtung des einzigen Nerven, beziehungsweise des Hauptnerven, in Ein- oder Mehrzahl auf den beiden Seiten des Nerven, breitere oder schmälere Interzellulargänge, welche durch mehrzellige Querdiaphragmen oder einzelne Querzellen oder seitliche papillöse Ausstülpungen der Mesophyllzellen in den verschiedenen Niveaux der Spreite unterbrochen sind. Wo mehrere Luftgänge parallel nebeneinander verlaufen, sind sie voneinander durch Mesophyllstreifen getrennt, die nur eine Zelle breit sind. Bei *Hydrilla* beobachtete ich Mesophyll nicht überall, in Berührung mit dem medianen Leitbündelstrang 1—4 Zellreihen breit und ohne Interzellulargänge. Bei den meisten *Elodea*-Arten tritt zwischen dem Begleitgewebe des einzigen Nerven und dem zweizellschichtigen Spreitenteil ein mehr oder weniger deutlicher Interzellulargang entgegen. Bei *Lagarosiphon* schließt sich dem von Begleitgewebe umhüllten einzigen Nerv auf beiden Seiten zunächst je ein „innerer“ weiter oder schmaler Interzellulargang an, dann ein nur eine Zelle breiter und ein bis zwei Zellen dicker Mesophyllstreifen und noch weiter nach außen je ein zweiter schmaler „äußerer“ Interzellulargang; die Luftgänge sind nach oben und unten direkt von der Epidermis bedeckt. *Elodea crispa* und auch *Halophila ovata* schließen sich dem Lagarosiphontypus an. Balfour (10) zeichnet für die von ihm untersuchten *Halophila*-Arten rechts und links vom Hauptnerv ebenfalls je zwei und durch eine Zelle breite Grundgewebestreifen getrennte Luftgänge, dieselben aber noch beiderseits bedeckt von einer hypodermalen Mesophyllzellenschicht, was schon einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung des Mesophylls bedeutet. Besondere Strukturverhältnisse sind noch für *Lagarosiphon* und *Halophila* anzuführen. Bei den meisten von mir geprüften *Lagarosiphon*-Arten ist das Mittelfeld, gewöhnlich rechts und links, von dem zweizellschichtigen Teil der Spreite durch Sklerenchymfaserbündel abgegrenzt, welche dem Innengewebe des Blattes angehören und in der Längsrichtung des Blattes verlaufen. Bezüglich ihres Vorkommens oder Fehlens (bei *L. madagascariensis* und bisweilen bei *L. densus*), sowie ihrer Entwicklung in der ganzen Länge der Spreite oder nur in einem Teil derselben, auf beiden Seiten oder nur auf einer Seite des Nerven wurden bisweilen schon innerhalb der Art wechselnde Verhältnisse konstatiert, die im Gattungskapitel von *Lagarosiphon* näher angeführt sind. Alle *Halophila*-Arten zeigen in der Blattfläche stellenweise einzelne oder zu wenigen in eine Reihe angeordnete, schlauchförmige und mit etwas welligen Längsrändern versehene Zellen (Fig. 3—4), welche zwischen den beiden Epidermisplatten eingeschaltet sind und wohl als Mesophyllrudimente aufgefaßt werden müssen.

An *Lagarosiphon* schließen sich in der Struktur des Mesophylls zunächst die *Blyxa*-Arten, *Boottia kunenensis* und *Vallisneria alternifolia* und weiterhin *Vallisneria spiralis*, *Enalus* und *Thalassia*

mit ihren mehr oder weniger bandförmigen und von mehreren Längsnerven durchzogenen Blättern an. Bei ihnen nimmt im Gegensatz zu den bisher besprochenen Gattungen das Mesophyll fast immer die ganze Breite des Blattes ein. Einen Anklang an *Lagarosiphon* zeigen nur noch die *Blyxa*-Arten (Fig. 16) und *Boottia kunenensis*, insofern sich bei ihnen noch eine ganz schmale Randzone an den beiden Längsseiten des Blattes lediglich aus den beiden Epidermisplatten zusammensetzt und diese in ähnlicher Weise, wie bei *Lagarosiphon*, von dem dickeren Teil der Spreite durch ein dem Innengewebe des Blattes angehörendes Sklerenchymfaserbündel geschieden wird. Diesem Randfaserbündel liegt bei *Blyxa* an der Innenseite stellenweise das Leitbündel des äußersten Längsnerven an. Bei allen oben genannten Gattungen sind die Mesophyllzellen noch in Reihen parallel zur Längsachse des Blattes angeordnet und in dieser Richtung stark bis wenig und zum Teil auch nicht gestreckt; bei ihnen allen wird das Mesophyll in derselben Richtung von schmäleren oder weiteren Luftgängen, die durch fast immer nur eine Zelle breite und eine oder mehrere Zellen dicke Mesophyllstreifen voneinander getrennt und durch schief oder quergestellte einzellschichtige „kleinperforierte Querdiaphragmen" oder auch dickere, die Quernerven des Leitbündelsystems enthaltende Scheidewände unterbrochen sind. Bei *Blyxa octandra, Vallisneria alternifolia* und *Boottia kunenensis* sind die Interzellulargänge nach oben und unten direkt von der Epidermis bedeckt, während bei *Vallisneria spiralis, Enalus* und *Thalassia* zwischen ihnen und der beiderseitigen Epidermis eine geschlossene hypodermartige Mesophyllzellenschicht eingeschoben ist. Die genaue Untersuchung in den verschiedenen Niveaux der Blattlänge, welche wegen Schonung des Herbarmaterials nur bei *V. spiralis* vorgenommen werden konnte, zeigte, daß dort in der Nähe des Mittelnerven, namentlich im unteren Teil des Blattes, mehrere Interzellulargänge übereinander in Richtung der Blattdicke vorkommen, während nach den Blatträndern hin zuerst eine sukzessive Abnahme der Zahl bis auf einen einzigen Gang in Richtung der Blattdicke stattfindet, sodann eine sukzessive Abnahme in der Weite dieser einzigen Luftgänge, bis schließlich auf dem Blattquerschnitt kein Luftgang mehr und nur ein ein bis zwei Zellen dickes Mesophyllgewebe entgegentritt. Die erwähnten perforierten Querdiaphragmen (Fig. 8—9, 12—13, 34, 37, 38, 41—42), welche bekanntlich bei den Wasserpflanzen häufig und auch wichtige Festigungseinrichtungen sind (siehe Le Blanc, Sur les diaphragmes des canaux aérifères des plantes, in Revue gén. de Bot. XXIV, 1912, p. 232—243 u. pl. 10, sowie die dort zitierte Literatur) setzen sich aus relativ kleinen und flachen, polygonal-rundlichen bis kurzarmig-sternförmigen Zellen zusammen, welche kleine dreieckige bis größere runde Interzellularen zwischen sich nehmen, die die Perforation der Querwände verursachen. Für *Thalassia* allein ist das Vorkommen subepidermaler Sklerenchymfaserbündel[1])

[1]) Unter der Blattepidermis oder tiefer gelegene Sklerenchymfaserbündel zeigen nach Sauvageau (in Ann. sc. nat. Sér. 7. T. XIII. 1891. p. 103 sqq.)

charakteristisch, die aber nur in Beziehung zu den Längsnerven auftreten. Sie finden sich bei den beiden Arten der Gattung über und unter den Leitbündeln fast sämtlicher Längsnerven. Bei *Th. testudinum* sind sie auch in der Mittelrippe vorhanden, während sie dort bei *Th. Hemprichii* gewöhnlich fehlen. Bezüglich der bei *Enalus, Thalassia* und *Stratiotes* beobachteten kutikula-ähnlichen Auskleidungen der Interzellulargänge verweise ich kurz auf die Beschreibungen dieser Gattungen.

Die Struktur des Mesophylls in den breiteren und durchweg submersen Spreitenflächen der *Ottelia*-Arten schließt sich an die geschilderten Verhältnisse von *Vallisneria alternifolia,* die in den submersen Blättern, beziehungsweise Blatteilen von *Stratiotes* und in den dreikantigen submersen Blättern von *Boottia Aschersonia* an die von *V. spiralis* an. Bei *Ottelia* bringt es augenscheinlich die starke Flächenentwicklung der Spreite mit sich, daß das Interzellularsystem nicht mehr in Form von deutlichen Gängen entgegentritt und mit diesen auch die charakteristischen kleinperforierten Querdiaphragmen zurücktreten. Beide finden sich dagegen noch im Blattstiel (*O. alismoides*). Das ein- bis mehrschichtige Mesophyll (Fig. 44) bildet in der Flächenansicht des Blattes ein grobes oder feineres Maschennetz, dessen Maschen mitunter, namentlich in der Nachbarschaft der Nerven, noch von vierseitigen und in parallelen Reihen angeordneten, sonst aber von kleinen bis großen und mehr oder weniger polygonalen Interzellularräumen eingenommen werden, während die Wände zwischen den Interzellularen im allgemeinen nur eine Zelle breit sind. Nach oben und unten grenzen die Lufträume, gleich den Luftgängen von *V. alternifolia,* gewöhnlich direkt an die Epidermis an; nur mitunter schließen, z. B. bei *O. alismoides* in der Nähe der großen Nerven, Zellen im Anschluß an die hypodermalen Zellen der Scheidewände über den Lücken hypodermartig zusammen. Die Zellen der Scheidewände sind verschieden gestaltet; häufig sind sie parallel zur Blattfläche gestreckt. In den submersen Blatteilen von *Stratiotes* ist der Verlauf und die Verteilung der Luftgänge eine ähnliche wie bei *V. spiralis.* Als wesentlicher Unterschied ist anzuführen, daß das gleich wie dort beschaffene Mesophyllgewebe reichlicher entwickelt ist. Nur im obersten Teil des submersen Blattes sind die Luftgänge durch eine einzige Zellschicht von der Epidermis getrennt, außerdem durch ein drei oder mehr Zellen dickes Mesophyllgewebe.

Es mag an dieser Stelle gleich beigefügt sein, daß die Blätter von *Stratiotes,* welche sich mit ihren Spitzen größere oder kleinere Strecken weit über dem Wasserspiegel erheben, in diesen Teilen unter der beiderseitigen Epidermis einen dicken unregelmäßig geschichteten Gewebemantel aus mäßig gestreckten palisadenartigen Zellen entwickeln, in der Mittelebene ihres Mesophylls aber auch noch die Fortsetzungen der Luftgänge des submersen Blatteiles

---

zahlreiche *Potamogetonaceae* (A. von *Zostera, Phyllospadix, Posidonia, Lepilaena, Potamogeton* und *Cymodocea.*) Dieselben stehen aber nur bei bestimmten *Cymodocea*-Arten in Beziehung zu den Nervenleitbündeln.

(auch mit den perforierten Querdiaphragmen) in einer Reihe aufweisen. Ein solches Blatt von *Stratiotes* demonstriert aufs schönste in seinem oberen und unteren Teil den Einfluß von direktem oder diffusem Licht auf die Zellengestalt des Assimilationsgewebes.

Die oben angeführte *Boottia Aschersoniana* verhält sich analog den submersen Blatteilen von *Stratiotes*. Nur bewirkt die eigentümliche Gestalt des Blattes die kreisförmige Anordnung der Luftgänge in der Circumferenz des medianen Leitbündels. Von der Epidermis sind die Luftgänge gewöhnlich durch zwei Mesophyllzellagen getrennt. Typische perforierte Querdiaphragmen sind auch vorhanden.

Einen bifazialen Bau des Blattes besitzen endlich die Luft- und Schwimmblätter von *Boottia Schinziana* (Fig. 50), *Hydrocharis*, *Limnobium* und *Hydromystria*. Unter der oberseitigen Epidermis ist bei diesen ein unregelmäßigmehrschichtiges palisadengewebeähnliches Parenchym entwickelt, das von mehr oder weniger breiten Atemhöhlen durchsetzt wird, während die untere Hälfte des Mesophylls von einem lückigen Gewebe mit großen, zuweilen bis zu drei übereinander gelagerten Interzellularräumen eingenommen wird. Die untersten und größten dieser Lufträume, die in den Schwimmblättern insbesonders als zum Schwimmen dienliche Luftkammern, in den Luftblättern als Atemhöhlen funktionieren, mit ihren dazwischen gelegenen Gewebelamellen treten bei *Hydrocharis*, *Limnobium* und *Hydromystria* bei Betrachtung der Blattunterseite mit freiem Auge oder der Lupe als ein mehr oder weniger grobmaschiges Netzwerk entgegen. Dasselbe ist zuweilen (*Hydrocharis*, *Limnobium*), wenn die subepidermalen Zellen Anthocyan enthalten, rot gefärbt. Die großen Interzellularräume sind voneinander durch einzellschichtige Gewebelamellen getrennt. Die Zellen dieser Gewebelamellen, sowie der das lückige Gewebe vom Palisadenparenchym trennenden Grenzschicht sind ziemlich flach, zeigen in der Flächenansicht rundliche Umrisse (*Boottia*) oder zumeist mehr oder weniger stark undulierte Seitenränder und nehmen gewöhnlich auch einige kleine dreieckige Interzellularräume zwischen sich. Die Wandzellen der hohen Luftkammern des unterseits blasig angeschwollenen Schwimmblattes von *Hydromystria* sind außerdem stark in der Richtung der Höhendimension gestreckt, in ähnlicher Weise auch die an der ebenfalls blasig ausgebildeten Blattstielinsertionsstelle gelegenen des Schwimmblattes von *Hydrocharis*. Ein besonderes Merkmal für die Schwimmblätter von *Boottia Schinziana* (Fig. 50) bildet das Vorkommen eines ganz eigenartigen, unter der oberseitigen Epidermis entwickelten, hypodermalen Gewebes, das mit anderen Zellen zusammen an dem mechanischen Gerüst des Blattes beteiligt ist. Dasselbe ist ein- bis mehrschichtig und nur durch die Atemhöhlen unterbrochen. Es besteht aus dick- und weißwandigen faserartigen Zellen, von denen ein Teil in Richtung der Blattfläche verläuft, der andere strebepfeilerartig das Blatt bis zum Gewölbe der in der unteren Blatthälfte enthaltenen Luftkammern durchsetzt. Typische perforierte Querdiaphragmen wurden

im Blattstiel des lebenden Materials von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* angetroffen.

Ein kurzer Rückblick auf die Struktur des Mesophylls soll nochmals den Zusammenhang zwischen den einzelnen Typen und den sukzessiven Fortschritt in der Struktur zusammenfassen. In den submersen Blättern und Blatteilen, welche die Regel sind, fehlt das Palisadengewebe. Die Assimilationszellen des Innengewebes haben die für die submersen Blätter charakteristische „Flächenentwicklung". In den gestreckten Blättern sind sie zylindrisch, in Richtung der Blattlängsachse gestreckt und in einschichtige Gewebelamellen vereinigt. Sie nehmen in gleicher Richtung Luftgänge zwischen sich, welche durch Querdiaphragmen, zum Teil einschichtige und klein perforierte, unterbrochen sind. Bei stärkerer Flächenentwicklung des Blattes treten an Stelle der Luftgänge annähernd polygonal in der Flächenansicht umgrenzte Lufträume, die auch durch einschichtige Gewebelamellen voneinander getrennt sind. Luftgänge und Luftlücken liegen zunächst einschichtig in der Blattfläche. Bei stärkerer Entwicklung der Blattdicke liegen sie, besonders in der Nähe der Mittelrippe, zu mehreren übereinander. Luftgänge und Luftlücken grenzen zuerst noch direkt an die Epidermis; dann schiebt sich ein ein- bis mehrschichtiges dichtes Assimilationsgewebe zwischen beide. Die bifazial gebauten Schwimm- und Luftblätter besitzen in der unteren Mesophyllhälfte dasselbe lückige Parenchym mit den einzellschichtigen Wänden; oberseits hat sich Palisadengewebe entwickelt. Die zentrisch gebauten aus dem Wasser ragenden Blattspitzen von *Stratiotes* enthalten im Innern Luftgänge und unter der beiderseitigen Epidermis Palisadengewebe. Im einfachsten Blatt ist das Mesophyll nur ein- oder wenigschichtig und nur in der nächsten Umgebung des einzigen, medianen Nerven vorhanden. Dann nimmt seine Entwicklung zu, und zwar in der Fläche gegen den Rand zu und ebenso in der Dicke.

Bezüglich der Struktur der Nervenleitbündel ist vor allem hervorzuheben, daß die submersen Hydrocharitaceen gleich den anderen submersen Pflanzen die wasserleitenden Elemente reduzieren bis zum völligen Fehlen. Keine oder wenigstens keine deutlichen Tracheen finden sich in den Blättern von *Halophila, Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa, Enalus, Thalassia, Ottelia* und *Boottia* z. T. Andeutungen von Tracheen, nämlich solche mit unvollkommenen oder stellenweise schon vollkommenen ringförmigen Verdickungen, die schon von Caspary (3, p. 439 u. Taf. XXVIII, Fig. 62—63 A u. 4, p 300—301 u. Taf. V, Fig. 45—48) für den Stengel von *Elodea canadensis* und *Hydrilla* beschrieben und abgebildet wurden, traf ich auch in den Blattnerven von *Enalus* (in den Quernerven), *Thalassia* und *Ottelia* z. T. an. Typische Spiraltracheen wurden in dem dicken dreikantigen submersen Blatt von *Boottia Aschersoniana* und im Schwimmblatt von *B. Schinziana* (aber nicht überall und weniger deutlich), bei *Stratiotes* (dort auch im ganz submersen Blatt) und in den Schwimm- und Luftblättern von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria*

konstatiert.[1]) Wie bei vielen anderen Monokotylen sieht man in dem Holzteil der kräftigeren Leitbündel den charakteristischen weiten- oder engeren Interzellulargang, der von konvex gegen den Gang vorspringenden Zellen umgeben ist. Als mechanische Elemente treten weitlumige und schwach verdickte bis englumige und dickwandige Faserzellen auf, in größeren oder kleineren Gruppen, auf beiden Seiten des Leitbündels oder nur auf der einen, namentlich der Bastseite, nur an den größeren Leitbündeln oder auch an den kleineren. Sie kommen bei *Elodea* z. T., *Vallisneria* z. T., *Blyxa, Enalus, Thalassia* (hier nur in Berührung mit dem Mittelnervenleitbündel bei *Th. Hemprichii* und ganz vereinzelt an gleicher Stelle bei *Th. testudinum*), *Stratiotes, Ottelia* z. T., *Boottia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria* vor. Als mechanische Elemente, die in Beziehung zu den Leitbündeln auftreten, sind auch nochmals die schon oben besprochenen subepidermalen Faserzellengruppen von *Thalassia* anzuführen. Deutliche Parenchymscheiden in Form einer typischen Endodermis wurden nicht beobachtet; dagegen weniger deutliche z. B. bei *Stratiotes, Hydrocharis, Hydromystria* etc. Ein besonders bemerkenswertes Strukturverhältnis ist das Vorkommen von kleineren Nervenleitbündeln, welche in einem höheren Niveau, als die Mittelebene des Blattes, verlaufen, und was das wesentlichste ist, mit Rücksicht auf die Lagerung von Holz- und Bastteil verkehrt orientiert sind; ihr Holzteil liegt nach unten, ihr Bastteil nach oben. Bei *Enalus* sind zunächst, wie schon Magnus (6) und Sauvageau (16) hervorgehoben haben, die kleinen Leitbündel auf dem Blattquerschnitt ungefähr in zwei Reihen angeordnet; die eine, der Blattunterseite genäherte, enthält die normal orientierten, die obere die verkehrt orientierten Leitbündel. Da die Holzteile bei *Enalus* keine Tracheen enthalten, fußt die Annahme der inversen Struktur für die oberen kleinen Leitbündel im wesentlichen auf der Entwicklung der Sklerenchymfasern, welche den Hartbast markieren, auf der der oberen Epidermis zugekehrten Seite, während in den unteren Leitbündeln der Hartbast nach unten gekehrt ist. Diese Annahme erhält durch die Konstatierung analoger Verhältnisse für *Stratiotes,* wovon gleich die Rede sein wird, eine weitere Bestätigung. Das *Thalassia*-Blatt enthält im Gegensatz zu *Enalus* trotz der gleichen Gestaltung und derselben Einwirkung des umgebenden Mediums solche inverse Leitbündel nicht. Dagegen treten die beiden Reihen von Leitbündeln, die obere mit verkehrt orientierten, sehr deutlich bei *Stratiotes* entgegen, wo infolge des Vorkommens typischer Spiraltracheen die Erkennung des verkehrt orientierten Leitbündels keine Schwierigkeiten macht. Verkehrt orientierte kleine Leitbündel besitzen in dem unteren Teil ihrer oberen, das Palisadengewebe enthaltenden Mesophyllhälfte auch die Luft- und Schwimmblätter von *Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria,* dagegen nicht das Schwimmblatt von *Boottia Schinziana.* Für *Hydrocharis morsus ranae* ließ sich

[1]) Über die Struktur des bei *Halophila* im Blattstiel und Stengel beobachteten „central spiral or annular vessel" macht Balfour (10) keine nähere Angabe.

feststellen, daß diese verkehrt orientierten Leitbündel, welche dort annähernd parallel zu den Hauptnerven verlaufen und die die Hauptnerven verbindenden Quernerven kreuzen, durch eigene Seitennerven mit den Hauptnerven in Verbindung stehen. Verkehrt orientierte Leitbündel sind bekanntlich häufig in den Blattstielen, der Blattmittelrippe und anderen stark entwickelten Rippen. Die geschilderten Verhältnisse von *Enalus* und *Stratiotes* erinnern an die Leitbündelanordnung in den Phyllodien von *Acacia*-Arten und in den schwertförmigen Spreiten der unterwärts scheidigen Blätter von *Iris*-Arten und *Acorus Calamus*. Es ist eben einfach Blattstiel- oder Blattscheidenstruktur, die aus Mangel an Platz für die Ausbreitung der Leitbündel entgegentritt. Viel bemerkenswerter sind die inversen Leitbündel in den breiten Spreiten von *Hydrocharis* etc., für die mir ein Gegenstück nicht erinnerlich ist.

Die inneren Sekretionsorgane der Hydrocharitaceen in Form von Sekretzellen waren bis jetzt ganz ungenügend gekannt und nur bei wenigen Gattungen nachgewiesen. So berichten Magnus (6) und Sauvageau (16) über die Sekretschläuche von *Enalus*, bezw. von *Thalassia*. Unvollständige Angaben über die Sekretzellen von *Vallisneria* finden sich bei J. Fr. Müller (11) und Schenck (13) und von *Stratiotes* bei Chatin (1), Schencke (17) und Kirchner, Löw und Schroeter (22). Balfour (10) hat Pigmentzellen mit braunem Inhalt in den Leitbündeln des Stengels von *Halophila* beschrieben und abgebildet. Ich konnte Sekretzellen bei allen Gattungen nachweisen mit Ausnahme von *Halophila*, *Elodea s. str.* (d. h. mit Ausschluß von *E. densa*), *Lagarosiphon* und *Hydromystria*.

Die Sekretzellen der Hydrocharitaceen verhalten sich verschieden rücksichtlich der chemischen Natur ihres Sekretes, der Gestalt und dem Ort des Vorkommens (Epidermis oder Grundgewebe und Leitbündelsystem). Nach der Beschaffenheit ihrer Sekretion lassen sie sich am besten in Sekretzellen mit öligem oder harzigem Inhalt oder doch öliger oder harziger Ausscheidung und in Sekretzellen mit gerbsäurehaltigem Inhalt ohne Rücksicht auf die morphologische Gestaltung einteilen. Bei den ersten hat das Sekret sowohl im lebenden, wie getrockneten Material eine helle, weiße oder etwas gelbliche Farbe und ist oft stark lichtbrechend. In Alkohol ist es löslich. Der sekretorische Inhalt der gerbsäurehaltigen Sekretzellen ist wohl fast überall[1]) in der lebenden Pflanze gewöhnlich auch farblos oder durch Anthocyangehalt rosafarben bis sogar blutrot, wird aber beim Trocknen der Pflanzen und ebenso bei Behandlung der Schnitte von frischem Material mit Dämpfen von konzentrierter Salpetersäure oder nach nicht zu lange währender Einwirkung von Javellescher Lauge auf frische Schnitte infolge eines Oxydationsvorganges rotbraun bis braun. Eine besonders charakteristische Reaktion dieses Sekretes, welche sich aber meist nur mit dem hellen Sekret des lebenden Materials und nicht mehr mit dem rot-

[1]) Bei *Stratiotes* beobachtete ich in den Spitzen submerser lebender, in Herbstfärbung eingetretener Blätter zum Teil schon die Braunfärbung des Sekretes.

braun bis tiefbraun gefärbten des Herbarmaterials anstellen läßt, ist seine kirschrote bis purpurne Färbung mit Vanillinsalzsäure. Das positive Ergebnis dieser sogenannten Lindtschen Reaktion, welche bekanntlich zuerst Lindt zum Nachweis des Phloroglucins benutzt hat, läßt nach den Ausführungen von Hartwich und Winckel (im Archiv der Pharmazie, Bd. 242, 1904, p. 462 sqq., s. auch Winckel, Über das angebliche Vorkommen des Phloroglucins in den Pflanzen, Diss. Bern, 1904) nur schließen, daß im Sekret Gerbstoffe, welche Phloroglucinderivate sind („Phloroglycotannoide" Kunz-Krause), oder möglicher Weise auch Derivate anderer Phenole oder andere aromatische Körper vorhanden sind. Mit Eisensalzlösung färbt sich das frische helle Sekret, wie das braune des trocknen Materials stets schwärzlich oder bläulich. Nach längerer Behandlung mit Javellescher Lauge hellt sich der braungewordene Inhalt des frischen, wie der braune des getrockneten allmählich auf und löst sich schließlich. Mit Rücksicht auf das Herbarmaterial, welches bei den meisten Gattungen ausschließlich vorlag, können die Sekretzellen des zweiten Typus auch kurz als „braune Sekretzellen" gegenüber den „hellen Sekretzellen" des ersten unterschieden werden. Zuweilen finden sich beide Typen der Sekretzellen, helle und braune nebeneinander, bei derselben Art.

Die hellen Sekretzellen kommen bei *Elodea densa*, den Gattungen *Blyxa*, *Ottelia* und *Boottia*, bei *Hydrocharis morsus ranae* (nicht aber bei *H. asiatica*) und *Limnobium* vor. Nach dem Ort ihres Auftretens sind zunächst die epidermalen Sekretzellen (bei *E. densa*, durchweg bei *Ottelia* und *Boottia* und bei *Hydrocharis morsus ranae*) hervorzuheben, welche in der beiderseitigen Epidermis (*E. densa*, *Blyxa*) oder nur der unterseitigen, auf der ganzen Blattfläche oder nur am Blattrand vorhanden sind. Bei *E. densa* sind sie gleich den anderen Epidermiszellen in der Richtung der Blattlänge gestreckt und abgesehen vom Inhalt leicht auch daran zu erkennen, daß sie mit einer etwas kleineren Fläche, als ihr Umriß bei tiefer Einstellung ist, an der Bildung der Blattoberfläche teilnehmen. Bei *Blyxa* (Fig. 16—17) sind sie in der Flächenansicht elliptisch und wenig von den gewöhnlichen Epidermiszellen verschieden oder sie treten als kleinere rundliche Idioblasten entgegen. In Form kleinerer Idioblasten von rundlichem oder eckigem Umriß finden sie sich auch bei *Ottelia* (Fig. 43 u. 48) und *Boottia* (Fig. 50), während sie bei *Hydrocharis morsus ranae* von den gewöhnlichen unterseitigen Epidermiszellen nicht oder nur in geringem Maße abweichen. Die kleineren Idioblasten sind entweder, wie gewöhnlich, mit einer kleineren Außenfläche (z. B. Fig. 16 u. unter *Ottelia*) oder aber, indem sie sich nach innen zu verschmälern, mit einer größeren Außenfläche (z. B. *Blyxa octandra* Fig. 17, *Ottelia*-Arten Fig. 48) an Bildung der Blattoberfläche beteiligt. Bei fast allen Formen der epidermalen Sekretzellen kommt es vor, daß sie zu zwei oder noch mehr in einer Reihe liegen. Bezüglich ihres Inhaltes ist noch zu bemerken, daß Chlorophyllkörper fehlen und daß das farblose Sekret sich mit Jodjodkaliumlösung gelb färbt, was ihr Auffinden in manchen Fällen ganz er-

heblich erleichtert. Mitunter, aber nicht überall, tritt auch durch Alkalien (Kalilauge oder nach kurzer Einwirkung von Javelle-scher Lauge) eine Gelbfärbung ein. Nur innerhalb der Gattung *Ottelia* konnte ich nicht überall die Natur des Sekretes feststellen. An die epidermalen hellen Sekretzellen schließen sich die hellen und idioblastenartig ausgebildeten Sekretzellen des Mesophylls an, welche bei *Ottelia, Boottia* (*B. Aschersoniana* ausgenommen) und *Limnobium* vorkommen. Es lassen sich hier zwei Untertypen unterscheiden. Dem ersten gehören die Idioblasten von *Ottelia* (Fig. 44, 46—47) und *Boottia* (Fig. 50—53) an, welche den unvollkommneren Sekrettypus darstellen, indem hier der Assimilationsapparat der Zelle vollständig erhalten ist. Sie treten nur im lückigen Blattgewebe, in den einzellschichtigen Wänden der Interzellularräume auf, haben eine kugelige oder quer-ellipsoidische oder quer-hantelförmige Gestalt und ragen mit ihren beiderseitigen freien konvexen Flächen, oft wie innere Haare, in die Interzellularräume hinein. Bezüglich ihres Zellinhaltes ist hervorzuheben, daß sie außer Plasmaschlauch und Zellkern stets Chlorophyllkörner und zuweilen auch Kristallnadeln aus Kalkoxalat enthalten, bezüglich ihrer Sekretion, daß sie nach außen, an der Außenseite ihrer konvex in die Interzellularen vordringenden Wandflächen je einen Tropfen ätherischen Öles zur Ausscheidung bringen, der abfließen kann und schließlich verharzt. An lebendem Material von *Ottelia* (näheres s. in der Gattungsbeschreibung) ließ sich feststellen, daß der Öltropfen im Protoplasma entsteht und daß das Sekret schließlich durch die Zellwand nach außen tritt. Eine subkutikulare Ausscheidung des Sekretes findet nicht statt; die Wände der Idioblasten bestehen ganz aus Zellulose. An frischen oder mit Osmiumsäure fixierten frischen Schnitten tritt das Sekret sehr schön zu beiden Seiten der Sekretzelle in Form eines Tropfens entgegen; im getrockneten Material ist an diesen Stellen eine Harzkalotte oder anders gestaltete Harzkruste zu sehen; zuweilen finden sich auch Harzkrusten infolge des Abfließens des Sekretes auch sonst an der Wandfläche der Interzellularräume. Bemerkenswert ist noch, daß die in Rede stehenden Idioblasten in der unteren, großlückigen Mesophyllhälfte des Blattes von *Boottia Schinziana* zuweilen zu zwei übereinander liegen (Fig. 53) oder durch Ausbuchtung der Längswände nach zwei oder nur einer Seite hin eine +- oder T-förmige Gestalt (Fig. 51—52) haben. Den zweiten Untertypus bilden die mit hellem Sekret erfüllten Idioblasten von *Limnobium Spongia*, die nur in den Spreiten der Luftblätter zu finden sind und durch ihre kugelige Gestalt, ihr Vorkommen in den Scheidewänden der Interzellularen, das Vordringen ihrer konvexen Seitenflächen in die Lufträume und die Ausscheidung eines öligen oder harzigen Sekretes den Idioblasten des ersten Untertypus nahestehen, andrerseits, abgesehen von der chemischen Natur ihres Sekretes, sich auch an die „braunen“ Idioblasten anschließen, von denen später die Rede sein wird und die sich neben ihnen, zuweilen in direkter Nachbarschaft, in der Spreite finden. Sie enthalten keine Chlorophyllkörner und bringen in ihrem

Innern ein helles, durch Jodjodkaliumlösung und auch Alkalien sich gelb färbendes Sekret zur Ausscheidung, das schließlich die Zelle fast ganz erfüllt.

Die gerbsäurehaltigen braunen Sekretzellen haben zum Teil die Form der kugeligen Idioblasten, zum Teil nicht. Die braunen kugeligen Idioblasten kommen bei *Vallisneria* (inkl. *Nechamandra* Fig. 8 u. 10—15), *Stratiotes* (Fig. 34—36 u. 38—42), *Hydrocharis* und *Limnobium* vor. Bemerkenswert ist, daß sie bei *H. morsus ranae* nur ganz selten in der Spreite und nur in der Nähe der Ansatzstelle des Blattstiels, dagegen zahlreich im Blattstiel zu finden sind, bei *Limnobium Spongia* nur in der Spreite des Luftblattes, dagegen im Blattstiel des Luft- und des Wasserblattes. Sie liegen insbesonders in den kleinzelligen perforierten Querdiaphragmen, aber auch in den anderen einschichtigen Scheidewänden der Lufträume, sind kugelig, ellipsoidisch oder linsenförmig und ragen mit den freien Seitenflächen in die Interzellularen hinein; bei ellipsoidischer oder linsenförmiger Gestalt ist ihr größter Durchmesser parallel (*Vallisneria spiralis* Fig. 13) oder senkrecht (*Stratiotes* Fig. 41—42) zur Zellenfläche gerichtet, der sie angehören. Die ursprüngliche helle Beschaffenheit ihres Inhaltes, die nachträgliche Bräunung desselben durch Oxydation (Salpetersäure) und die Rotfärbung mit Vanillinsalzsäure konnte im lebenden Material der oben genannten vier Gattungen festgestellt werden. Bei *Stratiotes aloïdes* und *Vallisneria spiralis* sah ich in diesen Idioblasten keine Chlorophyllkörner, dagegen schwach gefärbte bisweilen bei *Hydrocharis morsus ranae*. Andere Formen der braunen Sekretzellen sind länger- bis langgestreckte Sekretschläuche (bei *Hydrilla*, *Enalus* und *Thalassia*, auch bei *Vallisneria* und *Stratiotes*, bei diesen beiden aber nur in den Nerven) und schließlich wenig oder nicht von den Nachbarzellen in der Gestalt verschiedener Sekretzellen (bei denselben Gattungen). Diese Sekretzellen gehören fast ausschließlich dem Mesophyll, den Nervenleitbündeln oder deren Begleitgewebe und nur bei *Hydrilla* auch der Epidermis an. Eine besondere Hervorhebung verdienen die außerordentlich langen, nämlich $3\frac{1}{2}$ mm und darüber langen Sekretschläuche von *Enalus*, die subepidermal über und unter den Leitbündeln in der Längsrichtung der riemenförmigen Blätter verlaufen. Ihnen stehen die oft langgestreckten und gleichgerichteten Sekretschläuche von *Thalassia Hemprichii* mit bis 700 $\mu$ Länge nahe, die sich aber häufiger tiefer innen im Mesophyll, seltener subepidermal finden. In dem getrockneten Blatt von *Enalus* und *Thalassia* machen sich diese Sekretschläuche, wie auch die kürzeren Sekretzellen, im durchfallenden Licht als braune Punkte oder Linien bemerkbar. Als undurchsichtige Punkte treten auch die braunen Sekretzellen von *Hydrilla* entgegen, welche zum Teil auch der oberseitigen Epidermis und der Randzellenreihe des Blattes angehören. Bezüglich der Verbreitung der braunen Sekretzellen bei *Hydrilla* ist auffallend, daß sie auf derselben Spreite in ungleichmäßiger Verteilung und in den Blättern desselben Sprosses in verschiedener Reichlichkeit vorkommen und auch in einem Teil der Blätter ganz fehlen können;

noch auffallender ist, daß sie sich im lebenden, von Henkel-Darmstadt bezogenen und richtig bestimmten Material weder im Blatt, noch in der Achse nachweisen ließen. Die ursprüngliche helle Farbe des Sekretes, die nachträgliche Braunfärbung und die Rotfärbung mit Vanillinsalzsäure konnte nur bei *Vallisneria* und *Stratiotes* festgestellt werden; sie sind aber nach meinem Befund am lebenden Material der Potamogetonacee *Posidonia Caulini*, die ähnliche Sekretschläuche, wie *Enalus* und *Thalassia* besitzt (näheres s. am Schluß des Abschnittes über *Enalus*), auch für diese beiden Genera und aus Analogie überhaupt auch für *Hydrilla* mehr als wahrscheinlich. Der braune Inhalt erfüllt im Herbarmaterial in der Regel die ganze Zelle. Nur in einigen Sekretzellen von *Thalassia Hemprichii* war er in Form einer hautartigen, nach innen zu mit Warzen besetzten Auskleidung der Zellmembran abgeschieden, wie dies in ähnlicher Weise und häufiger bei *Posidonia* (Fig. 24 sqq.) vorkommt. Schließlich möchte ich bezüglich der von Balfour erwähnten Pigmentzellen in den Leitbündeln des Stengels von *Halophila ovalis* und *Balfouri*, über deren nähere Gestalt dort nichts gesagt ist, anführen, daß ich die Pigmentzellen nicht im Stengel von *H. ovalis* beobachten konnte.

Zur richtigen Beurteilung der Reaktion des frischen Sekretes der „braunen" Sekretzellen mit Vanillinsalzsäure ist an dieser Stelle folgendes anzuführen. Das Reagens bewirkt auch in den anthocyanhaltigen Zellen — und Anthocyan kommt zuweilen auch in den Idioblasten vor — ähnliche Färbungen. Diese Färbungen haben gegenüber den typischen, welche zwölf Stunden und länger deutlich bleiben, keinen langen Bestand. Der rote Farbstoff geht mit hellroter Farbe in Lösung und verschwindet dann allmählich. Wie Vanillinsalzsäure wirkt im übrigen auch schon konzentrierte Salzsäure allein in gleicher Weise auf Anthocyan ein. Weiter ist zu bemerken, daß die roten Lösungen, welche durch Einwirkung von Salzsäure oder Vanillinsalzsäure auf Anthocyan entstehen, zuweilen, so in den Flächenpräparaten der Blattspreite von *Hydrocharis morsus ranae* und ebenso des Blattes von *Elodea densa* eine schöne Rosafärbung, mitunter sogar eine Blutrotfärbung des harzigen Sekretes der „hellen" Sekretzellen durch Infiltration verursachen und damit die Lindtsche Reaktion vortäuschen. Daß sich die Sache so verhält, geht schon daraus hervor, daß bei *E. densa* die epidermalen Sekretzellen nur zum Teil sich färben und daß an dünnen Flächenschnitten der Blattunterseite von *H. morsus ranae*, an welchen die subepidermale anthocyanhaltige Zellschicht angeschnitten ist, die Färbung der epidermalen Sekretzellen unterbleibt.

Hervorzuheben ist auch das Eintreten der Lindtschen Reaktion bei dem frischen Sekret der „braunen" Idioblasten von *Hydrocharis morsus ranae* und von *Limnobium Spongia* mit konzentrierter Salzsäure allein. Man muß da wohl annehmen, da bekanntlich außer Vanillin auch eine Anzahl anderer Aldehyde bei Gegenwart von Säuren und Phenolen die Rotfärbung geben, daß neben einem Phenolderivat auch eine aldehydartige Verbindung im Sekret enthalten ist.

In dem gewöhnlich rot- bis tiefbraun gefärbten Sekret des Herbarmaterials ist der Erfolg der in Rede stehenden Reaktion nicht zu erkennen. Es ist dies im getrockneten Material nur dann möglich, wenn das Sekret heller gefärbt ist, wie in den mit gelbraunem Sekret erfüllten Sekretzellen des Herbar-

materials der Luftblätter von *Limnobium Spongia* (s. auch den Abschnitt über die Sekretzellen von *Posidonia* unter *Enalus*). Ebenso gelingt die Reaktion, wie schon Hartwich, bezw. Winckel (Diss. Bern, 1904, p. 26 u. 43 sqq.) angeführt hat, in den ebenfalls mit hellbraunem Inhalt erfüllten Sekretzellen der beiden Drogen *Rhizoma Galangae* und *Rhizoma Calami*. Bezüglich des von mir näher untersuchten Sekretes der eben erwähnten zuerst von Jolrow (Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotylen, Diss. Bonn, 1880, p. 27—29) gesehenen und auch im Blatt vorkommenden, von den Nachbarzellen in der Gestalt nicht verschiedenen Sekretzellen von *Acorus Calamus* will ich hier beifügen, daß ihr in der lebenden Pflanze heller lichtbrechender Inhalt auch die anderen Reaktionen gibt, wie der Inhalt der „braunen" Sekretzellen bei den Hydrocharitaceen, eine Gelbbraunfärbung mit Dämpfen von Salpetersäure oder mit Javellescher Lauge und eine mehr oder weniger starke Schwärzung mit Eisensalzlösung, und daß ihr Protoplasmaschlauch (wenigstens in dem im Herbst gegrabenen Rhizom) im Gegensatz zu Hartwich und Winckel (im Archiv d. Pharm., Bd. 242, p. 473) auch Stärkekörner, wenn auch in geringerer Zahl, als in den gewöhnlichen Parenchymzellen, einschließt.

Abgesehen von *Alpinia* und *Acorus* ist ein positiver Erfolg der Lindtschen Reaktion überhaupt für die sogenannten Gerbstoffschläuche in der Blattepidermis der *Saxifraga*-Arten aus der Sektion *Cymbalaria* (bei *S. Huetiana* durch Raciborski, auch bei *S. Cymbalaria L.* nach eigener Untersuchung), sowie die an den Spitzen der jungen Blätter von *Heteranthera zosteraefolia* und *reniformis* (Fam. *Pontederiaceae*) vorhandenen kurzgestielten haarartigen Sekretzellen und die Idioblasten des Mesophylls von *H. zosteraefolia* (durch Minden, in Bibl. bot. H. 46, 1899, p. 12—14 u. Taf. III, Fig. 5—6) nachgewiesen, dann aber auch für die Zellen von Drüsenhaaren, insbesondere bei Wasserpflanzen, und die verschiedensten Gewebe zahlreicher Pflanzen (s. hierüber: Waage, Über das Vorkommen des Phloroglucins in der Pflanze, in den Berichten d. deutsch. bot. Gesellschaft VIII, 1890, p. 250 sqq.; Raciborski, Über die Inhaltskörper der Myriophyllumtrichome, ebendort, XI, 1893, p. 348 sqq.; 18. Schilling, l. c.).

Bezüglich der Ausscheidungsweise des oxalsauren Kalkes ist vor allem zu bemerken, daß nur kleinere Kristallformen, die das Licht deutltich oder schwach brechen oder isotrop sind, vorkommen. Typische Raphiden, die bei den Monokotylen häufig sind, fehlen, ebenso Drusen, große Einzelkristalle etc. Es finden sich nur kleine bis längere nadelförmige Kristalle, die letzteren zuweilen in undeutlichen Bündeln (*Ottelia*), kleine bis größere stabförmige Kristalle und kleine hendyoëdrische bis winzige sandartige Kristallkörper. Sie treten in der Epidermis (z. B. bei *Elodea crispa*, *Vallisneria alternifolia*, *Enalus Koenigii*) oder im Mesophyll (wie bei *Stratiotes aloides*, *Ottelia sp.*, *Boottia Schinziana*) auf. Der sichere Nachweis des Kalkoxalates bereitet zuweilen, namentlich im Herbarmaterial der submersen Blätter, denen Kristallgebilde häufig anhängen, einige Schwierigkeiten; und auch im lebenden Material sind oft ursprünglich oder bei der Einwirkung der aufhellenden Javelleschen Lauge Kristallausscheidungen zu sehen, die mit oxalsaurem Kalk nicht identisch sind. Durch die bekannten Reagenzien (Salz-

säure, Essigsäure und konz. Schwefelsäure) ließ sich Kalkoxalat in den schon erwähnten Formen, worüber näheres in den Gattungsbeschreibungen einzusehen ist, bei Arten von *Elodea, Vallisneria, Enalus, Thalassia, Stratiotes, Ottelia, Boottia, Hydrocharis* und *Limnobium* feststellen.

Von Trichomen finden sich nur solche der Deckhaarform, und zwar in allen Gattungen außer *Thalassia, Hydrocharis, Limnobium* und *Hydromystria*. Sie sind einzellig (über die Ausnahme *Enalus* s. unten), kürzer oder länger, gerade oder gebogen, spitz oder stumpf und verschieden starkwandig. Fast immer sind sie auf den Blattrand beschränkt, an dem sie für sich allein oder mit benachbarten Zellen zusammen eine Wimperung oder Zähnelung verursachen. Auf der Blattfläche selbst wurden die Haare nur bei bestimmten *Halophila*-Arten beobachtet; am Blattrand hingegen bei *Halophila* z. T., *Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria* z. T., *Blyxa* z. T., *Enalus, Stratiotes, Ottelia* z. T. und *Boottia* z. T. An der Sägezähnung des Blattrandes sind neben den Haaren Zellen der Randkantenzellenreihe oder der beiderseitigen Epidermis beteiligt bei Arten von *Halophila, Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Blyxa* und *Boottia*. Die kräftigen hakig nach vorn gekrümmten Blattzähne von *Stratiotes* sind Emergenzen, da sie sich aus Haut- und Grundgewebe zusammensetzen; die Spitze des Zahnes nimmt das einzellige starkwandige Haar ein, dessen Basis von einem Kranz längsgestreckter, mit den Spitzen zuweilen fast papillös abgelöster und getüpfelter Zellen umschlossen ist. Ihnen schließen sich mit gleicher Beteiligung des Grundgewebes die kräftigen Blattzähne der *Boottia Aschersoniana* an, die von einem kurzen und breiten spitzen Haar gekrönt sind. Im Anschluß an die typischen Haare sind zunächst die Blattrandgebilde zu besprechen, die bei *Thalassia* (Fig. 31) und *Enalus* (Fig. 18—23) vorkommen. Bei *Thalassia*, wo sie nur an der Blattspitze auftreten, sind sie schon ausführlich von Magnus (6) und Sauvageau (16) beschrieben und von Magnus mit dem zutreffenden Ausdruck „Flossenzähne" bezeichnet worden. Das Gemeinsame in der Struktur dieser Flossenzähne, welche bei *Th. testudinum* typisch ausgebildet sind, besteht darin, daß eine geringere oder größere Anzahl nebeneinander gelegener Zellen der Blattkantenzellreihe schlauchartig und mit ihrem Ende in der Richtung gegen die Blattspitze zu ausgewachsen und ihre Längswände ganz oder bis auf die freien Spitzen miteinander verwachsen sind, wozu noch kommt, das die Lumina dieser Kantenzellen sich kegelförmig nach außen verschmälern, während die Zellwand in gleichem Maß und in gleicher Richtung an Dicke zunimmt. Eine Tendenz zur Bildung solcher Flossenzähne zeigt auch der Blattrand von *Enalus Koenigii*, und zwar in seiner ganzen Länge. Ich verweise darüber am besten auf die Figuren 18—23, welche die verschiedenen Formen der Blattrandunebenheiten wiedergeben und hebe nur noch hervor, daß ausnahmsweise auch einzellige Randhaare (Fig. 18) oder selten auch ein zweizelliges (Fig. 20) vorkommen. Zum Schluß sind die sogenannten Achselschüppchen, die *Squamulae intravaginales*,

die nur trichomatische Bildungen und an der Blattbasis gelegen sind, für sehr viele Hydrocharitaceen (Arten von *Halophila, Hydrilla, Elodea, Lagarosiphon, Vallisneria, Enalus, Ottelia, Stratiotes, Hydrocharis* und *Hydromystria*) anzuführen. Auffallend ist, daß sie bei *Halophila, Hydrilla, Elodea* und *Lagarosiphon* regelmäßig in Zweizahl auftreten, dagegen zahlreich bei *Vallisneria, Enalus* und *Stratiotes.* Ihre Gestalt ist verschieden. Gewöhnlich bestehen sie aus zwei Zellagen; mehr als zweischichtig sind sie z. B. bei *Stratiotes* und *Enalus,* wo sie im Innengewebe auch Sekretzellen einschließen. In keinem Fall enthalten sie ein Leitbündel. Papillöse bis schlauchförmige Ausstülpungen der Randzellen sind an den Achselschüppchen von *Hydrilla verticillata* (auch ein gutes Kennzeichen *Elodea canadensis* gegenüber, mit ganzrandigen Schüppchen) und von *Lagarosiphon* z. T. konstatiert. Schilling (18) hat im Anschluß an eine Notiz von Goebel (in den Pflanzenbiologischen Schilderungen, II. Teil, 2. Lief., 1893, p. 233) für die Achselschüppchen von *Elodea canadensis, Vallisneria spiralis, Hydrocharis morsus ranae* und *Trianaea bogotensis* (= *Hydromystria*), gleichwie für die analogen Gebilde bei bestimmten Alismaceen und Potamogetonaceen nachgewiesen, daß sie subkutikular Schleim sezernieren. Ob dies für die Achselschüppchen aller Hydrocharitaceen zutrifft, ist nach meinen Beobachtungen fraglich. Mit Rücksicht auf die Suche nach diesen Gebilden ist mit Schilling anzugeben, daß sie mitunter, wie bei *Vallisneria* oder *Hydrocharis*, an der Basis der älteren Blätter nicht mehr zu finden sind.

# Spezieller Teil.

## 1. Halophila.

Die Laubblätter sind länglich bis eiförmig und meist gestielt. Ihre Spreite wird von drei Hauptnerven durchzogen, von denen die seitlichen als Randnerven parallel zum Blattrand und diesem mehr oder weniger genähert, dabei stets dem Rand näher als dem Mittelnerven, verlaufen und nahe der Blattspitze sich mit dem Ende des Mittelnerven vereinigen. Dazu kommen bei den von mir geprüften Arten (*H. Beccarii* ausgenommen) Seitennerven in größerer Zahl, welche vom Mittelnerven unter einem mehr oder weniger spitzen Winkel abgehen und bis zu den Randnerven reichen.

In anatomischer Hinsicht ist die Blattspreite dadurch ausgezeichnet, daß das Blattgewebe im allgemeinen nur zweischichtig ist, die gewöhnlichen Epidermiszellen auf beiden Blattseiten annähernd isodiametrisch und voneinander nicht verschieden sind, zwischen den beiden Epidermisplatten eigentümliche Schlauchzellen stellenweise eingeschaltet sind, und daß Stomata, Tracheen in den Nerven und Sekretzellen fehlen.

Das Blattgewebe besteht abgesehen von den Nerven und deren nächster Umgebung, sowie der als einzellreihig zu bezeichnenden Blattkante im allgemeinen nur aus den beiden Epidermisplatten. Spaltöffnungen fehlen. Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind beiderseits von gleicher Beschaffenheit, in der Flächenansicht ziemlich isodiametrisch. Ihre Seitenränder sind bei *H. ovalis* und *stipulacea* gewellt, bei *H. Aschersonii* und *Beccarii* gerade. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt 27 μ bei *H. Beccarii*, 45 μ bei *H. ovalis*, 54 μ bei *H. stipulacea*, 66 μ bei *H. Aschersonii*, 70 μ bei *H ovalis β major*; die Zellen sind sohin klein bis mittelgroß. Am Blattrand und über den Nerven ist gewöhnlich eine mehr oder weniger starke Streckung der Zellen in der Längsrichtung der Spreite wahrzunehmen; auch treten dort meist geradlinige Seitenränder an Stelle der gewellten. Die relativ großen Blätter von *Halophila ovalis β major* sind mit einer besonderen Festigungseinrichtung am Rande versehen, indem die Randzellenreihe und auch die ihr zunächst gelagerten Zellreihen der Blattfläche außerordentlich langgestreckte und dickwandige Zellen aufweisen; die Länge beträgt nicht selten 540—700 μ, während sie sonst bei *H. ovalis* nur ausnahmsweise 80 μ erreicht. Besonders bemerkenswert ist eine eigentümliche Struktur an der Außenwand der Epidermiszellen, Fig. 1—2, welche ich bei *H. Aschersonii*, *Beccarii* und *ovalis* bald auf größeren Teilen der Blattfläche und sozusagen an jeder Zelle oder aber nur vereinzelt, auf beiden Blattseiten oder nur auf einer, antraf. In der Flächenansicht zeigt die Mitte der Außenwand eine kreisrund oder elliptisch abgegrenzte Stelle, welche sich nach der näheren Untersuchung bei *H. ovalis* auf eine verdünnte Wandstelle zurückführen läßt. Möglich ist, daß durch die Präparation des Herbarmaterials, das mir ausschließlich zu Gebote stand, dieses Strukturverhältnis, für das ich zunächst keine physiologische Deutung zu geben vermag, oft undeutlich oder ganz verwischt wird. Von Trichomen finden sich nur kürzere und längere einzellige, spitze, ziemlich dickwandige Deckhaare am Blattrand, bei *H. stipulacea* reichlich auch auf den beiden Blattflächen; bei *H. ovalis* fehlen sie. Nicht lange kegelförmige Haare bewirken zusammen mit benachbarten Zellen bei *H. Aschersonii* die Sägezähnung des Blattrandes. Bei *H. Beccarii* fand ich rechts und links von der abgerundeten Blattspitze nur je ein Deckhaar am Blattrand. Beim Schimper'schen Material von *H. stipulacea* sind die Trichome der Blattfläche oft ziemlich lang (bis 250 μ), beim Schweinfurth schen häufig an der Basis bauchig verbreitert; die Randhaare sind beim Material von Schweinfurth kurz und breit, viel länger aber auch breit beim Material von Schimper. Ein weiteres interessantes und bisher in der Literatur noch nicht erwähntes Vorkommnis sind die schon oben angeführten schlauchförmigen Zellen (Fig. 3—4), die bei allen Arten konstatiert wurden. Sie verlaufen für gewöhnlich unabhängig vom Nervengewebe. Meist sind sie schmal und ziemlich langgestreckt, ihre Längswände und Enden unregelmäßig ausgebuchtet. Bei *H. ovalis* maß ich 60—100 μ und darüber lange bei 15 μ Dicke, bei *H. sti-*

*pulacea* sogar einmal einen 240 $\mu$ langen. Ob die Zellen einen besonderen Inhalt führen, konnte ich nicht feststellen. Bei *H. Beccarii* sah ihr Inhalt in den mit Javellescher Lauge gebleichten Blattflächenstücken sekretähnlich aus; jedenfalls ist er im getrockneten Material nie braungefärbt. Die in Rede stehenden Schlauchzellen liegen entweder einzeln, so in der Regel bei *H. Aschersonii* und *Beccarii*, oder in Reihen zu 2—6, so namentlich bei *H. ovalis*. Die Zellen und Zellenzüge verlaufen dabei gewöhnlich entweder ungefähr in der Richtung der Seitennerven (*H. ovalis* u. *stipulacea*) oder annähernd in der Richtung der Hauptnerven (*H. Aschersonii*, *Beccarii* und *ovalis β major*). Bei *H. ovalis β major* traf ich inmitten einer Nervenmasche auch Komplexe von drei etwas breiteren Zellen, von denen zwei mit ihren Längsseiten nebeneinander gelagert

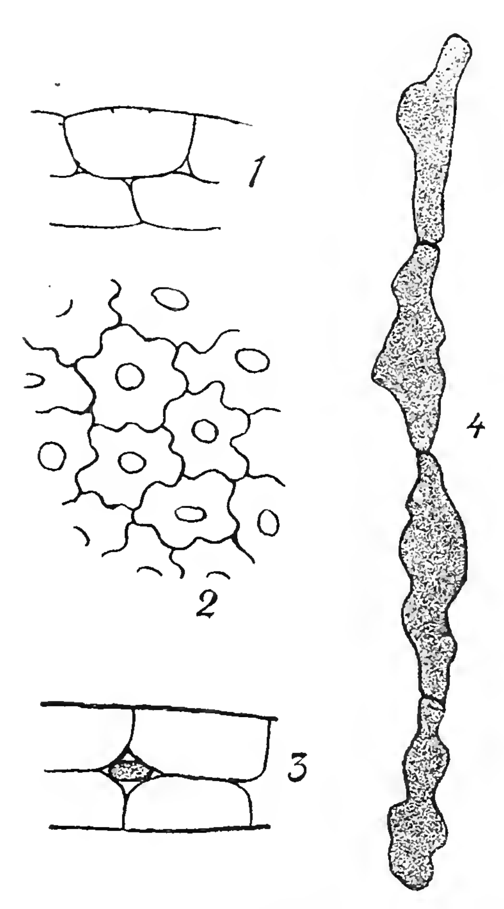



Fig. 1—4. *Halophila ovalis.*

Fig. 1—2. Epidermiszellen mit den verdünnten Wandstellen der Außenwand, im Querschnitt (1) und in der Flächenansicht (2). Fig. 3—4. Schlauchzellen. im Blattquerschnitt (3) und in der Flächenansicht (4).

waren, während die Dritte in der Längsrichtung sich anschloß, sodann auch einen gleichbeschaffenen Zellenzug, der direkt wie ein reduzierter Seitennerv zweiter Ordnung mit seinem zwei Zellen breiten Teil von dem Gewebe eines Seitennerven ausging. Aus diesen Beobachtungen möchte man schließen, daß die Schlauchzellen Rudimente eines Mesophylls sind. Das Mesophyll ist bei *H. ovalis* in der Umgebung der Mittelrippe ziemlich stark entwickelt, 1—4 Zellen dick; die Zellen sind in der Richtung des Nerven gestreckt und in Reihen angeordnet; rechts und links vom Leitbündel ist namentlich je ein weiter Interzellulargang zu sehen. Bei dem kleinen Blatt von *H. Beccarii* erkennt man in der Flächenansicht in Berührung mit dem Leit-

bündel des Hauptnerven je eine Zellenreihe aus langgestreckten Zellen und davon getrennt durch einen von Querzellen unterbrochenen Interzellulärgang eine zweite gleich beschaffene Zellenreihe. Die Haupt- und Seitennerven enthalten in ihren Leitbündeln keine trachealen Elemente. Kleinere, meist breitere und kurze stabförmige doppeltbrechende Kristallkörper wurden bei bestimmten Arten, wie *H. ovalis*, nicht spärlich, aber in unregelmäßiger Verbreitung beobachtet.

In der Literatur finden sich Angaben über die Blattanatomie von *H. ovalis* und einer als *H. stipulacea* bezeichneten Art bei Balfour (10, p. 311—316 und pl. X—XI), von *H. Baillonii* Aschers. bei Holm (12, p. 13—15 und pl. II) und von *H. ovalis* und *spinulosa* Aschers. bei Sauvageau (16, p. 293—294)[1]). Aus diesen ist zur Ergänzung der obigen folgendes hervorzuheben. Auch bei *H. Baillonii* und *spinulosa* ist das Blattgewebe im allgemeinen zweischichtig. Die Seitenränder der Epidermiszellen sind bei *H. Baillonii* gerade, bei *H. spinulosa* gewellt. *H. stipulacea* Balfour besitzt auf beiden Blattseiten hohe papillöse Epidermiszellen (10, Fig. 21 auf pl. X); die ganzen Außenwände sind zu abgerundeten Papillen vorgewölbt, die Seitenränder gerade. Bei *H. Baillonii* tragen beide Blattseiten längere, gerade oder gebogene einzellige Haare, ebenso der Blattrand, wo die Haare mit benachbarten Randzellen zusammen eine schwache Sägezähnung bewirken. Einen gezähnelten Blattrand hat nach den Diagnosen auch *H. spinulosa*. Nur in den Leitbündeln des jungen Blattstiels von *H. ovalis* hat Balfour ein „central spiral or annular vessel“ angetroffen. Von besonderem Interesse ist die Angabe von Balfour (10, p. 309 u. pl. IX) über das Vorkommen von Pigmentzellen mit braunem Inhalt in den Stengelleitbündeln von *H. ovalis* und *stipulacea* Balf. Balfour bezieht dieselben auf die auch in anderen Wasserpflanzen nicht selten auftretenden braunen Sekretzellen, sagt aber nichts über ihre nähere, etwa schlauchförmige Gestalt. In dem von mir geprüften Stengelmaterial von *H. ovalis* habe ich sie nicht gesehen. Schließlich sollen noch die Achselschüppchen erwähnt sein, die in Zweizahl an der Blattbasis vorkommen und bei den von Balfour und Holm untersuchten Arten zweizellschichtige flächenartige Gebilde und anscheinend ohne sekretorische Funktion sind.

Ich komme nun noch auf das Balfoursche Material von *H. stipulacea* in systematischer Hinsicht zu sprechen. Dasselbe wurde von Balfour als Mitglied der Venusdurchgang-Expedition 1874 auf der Maskareneninsel Rodriguez gesammelt und ist sowohl im Bericht über die Aufsammlung dieser Expedition

---

[1]) In wieweit Ostenfeld (in Botanisk Tidsskrift, 24. Binds, 3 Hefte, 1902, p. 260—261 seine mit *H. Baillonii* nächst verwandte *H. decipiens* anatomisch geprüft hat, geht aus seinen Angaben nicht ganz deutlich hervor. Ostenfeld gedenkt der anatomischen Untersuchung von *H. Baillonii* durch Holm und sagt ausdrücklich, daß der Hauptunterschied der siamesischen *H. decipiens* gegenüber der westindischen *H. Bailloni* nur darin besteht, daß die kurzen Haare auf der Blattfläche von *H. decipiens* fehlen.

(Vol. 168, Extra Volume der Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1879, p. 382), wie auch in Baker, Flora of Mauritius and the Seychelles, 1877, p. 394 unter *H. stipulacea* Aschers. angeführt. Aus den Angaben, welche Balfour über die Blattstruktur dieser Pflanzen macht (hohe papillöse Epidermiszellen beiderseits und Haare nicht auf der Blattfläche, sondern nur am Blattrand, dort mit Randzellen zusammen Sägezähne bildend), geht unter Berücksichtigung meiner obigen, die auf Untersuchung von authentischem Material der *H. stipulacea* beruhen, zunächst hervor, daß die Balfourschen Pflanzen nicht zu *H. stipulacea* Aschers. gehören. Das Balfoursche Material bildet zweifelsohne eine neue, durch die papillöse Blattepidermis ausgezeichnete Art, *H. Balfouri* m., nachdem die anderen von mir nicht untersuchten Arten, nämlich *H. Engelmannii* Aschers. von der floridanischen Küste und aus dem Antillenmeer schon wegen ihrer, wie bei *H. Aschersonii* in vierzählige Scheinquirle angeordneten Blätter und ebenso *H. decipiens* Ostenf. aus dem Busen von Siam nach dem oben Gesagten auch nicht in Betracht kommen.

Untersuchungsmaterial: *H. Aschersonii* Ostenf., Boergesen, St. Croix, H. M. — *H. Beccarii* Aschers., Beccari n. 366, Borneo, H. M. — *H. ovalis* Hook. f., Schweinfurth n. 7, Eritrea und Hildebrandt n. 3216, Madagascar, H. M. — *H. ovalis* Hook. f. *β major* (Miq.), Gunn, Tasmannia, H. M. — *H. stipulacea* Aschers., Schweinfurth n. 8, Eritrea u. U. i., Schimper, Suez, H. M.

Literatur: 10. Balfour, p. 290—343 u. pl. VIII—XII; 12. Holm, p. 3—18 u. 22—23, pl. I—III; 16. Sauvageau, p. 293—294.

## 2. Hydrilla.

Die Blätter dieser jetzt als monotypisch angesehenen Gattung, bezw. ihrer fornenreichen und weit verbreiteten Art *H. verticillata* Casp. sind ungestielt, schmal, länger oder kürzer, oval bis länglich oder lanzettlich bis lineal, und von einem einzigen Nerven durchzogen. Der Blattrand ist mehr oder weniger deutlich sägezähnig.

Für die Gattung sind die folgenden anatomischen Merkmale charakteristisch: Das im allgemeinen zweischichtige Blattgewebe, die Streckung der beiderseitigen Epidermiszellen in der Längsrichtung der Blattspreite, wobei die gewöhnlichen unterseitigen Epidermiszellen nur etwa einhalbmal so breit sind, wie die gewöhnlichen oberseitigen, dann das Fehlen der Spaltöffnungen und der Nerventracheen, schließlich die allerdings in manchen Blättern ganz zurücktretenden, in anderen aber in großer Zahl vorhandenen, im Herbarmaterial mit braunem Inhalt erfüllten Sekretzellen, die in der oberseitigen Epidermis, sowie in dem Begleitparenchym des Nerven und in dem auf die Nachbarschaft des Nerven beschränkten Mesophyll vorkommen.

Das Blattgewebe setzt sich abgesehen von dem Nerven und dessen nächster Umgebung und abgesehen von der meist mit nur einer, der oberseitigen Epidermis zugehörigen Zellreihe vor-

springenden Blattkante aus den beiden Epidermisplatten zusammen. Stomata fehlen. Die gewöhnlichen beiderseitigen Epidermiszellen sind stets in der Richtung des Nerven gestreckt und in Längsreihen angeordnet. Besonders charakteristisch ist, daß die oberseitigen Zellen meistens fast zweimal so breit (seltener darüber) sind, als die unmittelbar darunter gelegenen unterseitigen. Wenn auch die Breite der Zellen auf derselben Blattfläche, wie bei verschiedenen Blättern wechselt, so ist doch das Verhältnis der Breitendurchmesser im großen und ganzen überall dasselbe (2:1); es zeigen dies die folgenden Zahlen, welche die Breitendurchmesser der oberseitigen (ob.) und unterseitigen (u.) Zellen an den Blättern verschiedener Exemplare angeben: Schramm, ob. 27—40 $\mu$, u. 15—24 $\mu$; Besser, ob. 40—70 $\mu$, u. 18—33 $\mu$; Zollinger n. 125 b, ob. 40—60 $\mu$, u. 15—24 $\mu$; Zollinger n. 3380, ob. 30—42 $\mu$, u. 18—24 $\mu$; Henkel, ob. 30—45 $\mu$, u. 15—24 $\mu$. Die äußersten Zellen des Blattrandes haben oberseits stets einen kleineren Breitendurchmesser, als die gewöhnlichen oberseitigen Zellen, Über den Nerven sind die oberseitigen Zellen namentlich im oberen Teil des Blattes schmäler, als sonst. Unter dem Nerv sind die Epidermiszellen, im Vergleich mit den gewöhnlichen unterseitigen, im unteren Teil der Spreite etwas breiter, aber noch breiter sind die sich rechts und links anschließenden Zellen; im oberen Teil der Spreite sind sie ungefähr so schmal, wie die gewöhnlichen unterseitigen. Das oben erwähnte, wenig und nur in Berührung mit dem Leitbündelstrang, aber nicht überall entwickelte Mesophyll besteht aus 1—4 Zellreihen, deren Zellen in der Richtung des Nerven gestreckt sind. Wo mehr als eine Mesophyllzellenreihe vorkommt, berühren sich dieselben mit den Längswänden ihrer Zellen; gangartige Interzellularen fehlen. Gerade oder etwas gebogene spitze einzellige Haare finden sich am Blattrand. Sie krönen in der Regel die schwach bis kräftig entwickelten Zähne desselben, an deren Bildung die der Kantenzellreihe benachbarten Zellenreihen in verschiedenem Grad mitbeteiligt sind. Die bisher in der Literatur nirgends angeführten Sekretzellen sind vor allem im getrockneten Material durch ihren braunen bis rotbraunen Inhalt ausgezeichnet. Schon bei der Lupenbetrachtung des Blattes treten sie als undurchsichtige Punkte entgegen und es läßt sich daher unschwer feststellen, daß sie auf derselben Spreite in ungleichmäßiger Verteilung und in den Blättern desselben Individuums in verschiedener Reichlichkeit vorkommen oder aber auch in einem Teil der Blätter ganz fehlen können. Das Fehlen der Sekretzellen in einem Teil der Blätter bei derselben Pflanze wies ich an dem klassischen Material der pommerischen Pfianze vom Damm'schen See und der lithauischen vom See Swinta (s. Caspary 3, p. 379 und 403 sqq.) nach. In dem lebenden, von Henkel stammenden und richtig bestimmten Material konnte ich überhaupt keine Sekretzellen auffinden, soviel Blätter ich auch untersuchte; auch in den Stengeln waren sie nicht zu sehen. Die Sekretzellen treten im Nerven (in dem das Leitbündel überlagernden Begleitparenchym) und dessen Umgebung (Mesophyll), in der oberseitigen Epidermis — dagegen nie in der

unterseitigen — und selten auch in der Blattkantenzellenreihe auf. Im Nerven sind die Sekretzellen meist schlauchartig; beim Exemplar Zollinger n. 3380 maß ich bis 420 μ lange bei etwa 30 μ Breite. Die Sekretzellen der oberseitigen Epidermis sind entweder wenig bis stark in der Richtung des Nerven gestreckt, wobei der Längsdurchmesser 330 μ als Maximum bei einem Breitendurchmesser von etwa 40 μ erreicht, oder fast kreisrund in der Flächenansicht bei einem Durchmesser von 40—45 μ. Die epidermalen Sekretzellen, auch die schlauchartigen, erscheinen bei tiefer Einstellung stets abgerundet; sie nehmen mit einer etwas kleinen Fläche, als der Umriß bei tiefer Einstellung ist, Anteil an Bildung der Blattoberfläche. Der braune Inhalt gibt mit $FeSO_4$- oder $FeCl_3$-Lösung eine schwache bis sehr deutliche Gerbsäurereaktion. Mit Javellescher Lauge entfärbt er sich in gelb und löst sich schließlich. Die Braunfärbung ist sicher nicht ursprünglich, sondern, wie aus Analogie gefolgert werden kann, durch Oxydation beim Trocknen der Pflanze entstanden. Dafür spricht auch, daß es gelang, schwachbraungefärbte Sekretzellen im Material vom Dammschen See durch Behandlung mit Dämpfen von konzentrierter Salpetersäure tiefer braun zu färben. Es mag an dieser Stelle beigefügt sein, daß langgestreckte (bis 480 μ lange) schlauchartige Sekretzellen mit demselben braunen Inhalt auch in dem Stengel des Exemplars von Zollinger n. 3380 konstatiert wurden, dort sowohl in dem kleinzelligen Gewebe des einzigen zentralen Leitbündels, als auch in dem sich nach außen anschließenden Grundgewebe. Das Leitbündel des Nerven enthält keine Tracheen. Tracheen, jedoch nur mit unvollständigen ringförmigen Verdickungen wurden von Caspary (4, p. 300—301 und Fig. 45—48 auf Taf. V) in den obersten Internodien des Stengels nachgewiesen. Kristalle aus Kalkoxalat scheinen zu fehlen. Die in Zweizahl an der Blattbasis vorhandenen länglichen Achselschüppchen (s. auch Caspary 3, p. 394 und Taf. XXV, Fig. 9 und 12) sind zweizellschichtige Gebilde, deren Randzellen insbesondere an der Spitze des flächenartigen Körpers zu langen und oft gekrümmten schlauchförmigen Wimpern ausgezogen sind. Eine Sekretion war nicht zu beobachten.

Untersuchungsmaterial: *H. verticillata* Casp.: *forma gracilis* Casp., Schramm, Damm'scher See, H. E.; *f. crispa* Casp., Besser, See Swinta bei Wilna. H. E.; *f. Roxburghii* Casp., Zollinger n. 125 b, Ins. Lombok. H. E.: Zollinger n. 3380. Ins. Sumbawa, H. E.; planta viva Henkel-Darmstadt.

Literatur: 2. Chatin, p. 21—24 und pl. IX; 3. Caspary, p. 379—425, 464 und Taf. XXV—XXVII; 4. Caspary, p. 293—310 u. Taf. IV—VII; 13. H. Schenck, p. 17 und 46; 22. Kirchner, Löw und Schroeter, p. 667—678.

## 3. **Elodea.**

Für die längeren oder kürzeren, verschieden, fast dreieckig, oval, länglich oder lineal gestalteten, sitzenden und einnervigen Blätter der typischen Arten — ausgenommen *E.? densa* und *E.?*

*Najas*, die getrennt abgehandelt werden — sind die folgenden anatomischen Charaktere hervorzuheben: Das zweischichtige, von den beiden Epidermisplatten gebildete Blattgewebe, der Mangel der Spaltöffnungen, Nerventracheen und Sekretzellen, die faserartige Ausbildung der zu äußerst am Blattrand gelegenen 1 und mehr Zellreihen in der unterseitigen Epidermis und das Vorkommen einzelliger Deckhaare am Blattrand.

Das Blattgewebe (Fig. 5) setzt sich, wie bei den vorigen Gattungen, im allgemeinen, nämlich abgesehen von dem Nerven und dessen nächster Umgebung und abgesehen von der einzellreihigen Blattkante, deren Zugehörigkeit zur oberseitigen Epidermis meist deutlich hervortritt, nur aus den beiden Epidermisplatten zusammen. Das Mesophyll ist nur in der unmittelbaren Nähe des Nerven und fast immer sehr wenig entwickelt. H. Schenck (13, Taf. III, Fig. 13) zeichnet schon auf dem Querschnitt des Blattes von *E. canadensis* rechts und links vom Leitbündelstrang ein paar Zellen zwischen den beiden Epidermisschichten, die das Begleitparenchym des Nervenstranges bilden, und jenseits davon je einen größeren Interzellularraum. In der Flächenansicht erscheinen diese Begleitzellen in der Längsrichtung des Nerven mehr oder weniger stark gestreckt und in Reihen angeordnet, die größeren Interzellularräume gangartig. Eine solche oder ähnliche Ausbildung des Mesophylls ist bei den meisten Arten zu beobachten. Nur *E.? crispa* macht eine Ausnahme durch eine stärkere Entwicklung desselben, kurz gesagt, nach dem *Lagarosiphon*-Typus (vergl. unter *Lagarosiphon*). Das Begleitgewebe ist hier 2—3 Zellen dick; an dasselbe schließt sich rechts und links vom Nerven je ein weiter Interzellulargang an, der im unteren Teil der Spreite von einzellschichtigen Querdiaphragmen durchsetzt wird, sodann je ein nur 1 Zelle breiter und 1—2 Zellen dicker Mesophyllzellenstreifen, dessen Zellen in gleicher Weise, wie die Begleitzellen gestreckt sind, und jenseits desselben je ein zweiter meist schmaler Luftgang und stellenweise, nahe der Blattbasis, sodann noch je eine weitere Mesophyllzellenreihe. Bezüglich der gewöhnlichen, fast immer in deutliche Längsreihen angeordneten Epidermiszellen ist zunächst hervorzuheben, daß das Verhältnis des Breitendurchmessers der oberseitigen zu dem der unterseitigen bei fast allen Arten annähernd 2 : 1 oder sogar mehr (doch $<$ 3 : 1) beträgt, wie die folgenden Zahlen ausweisen: *E. callitrichoides*, ob. 27—36 $\mu$, u. 15—21 $\mu$; *E. canadensis*, ob. 33—45 $\mu$, u. 18—30 $\mu$; *E. chilensis*, ob. 24—42 $\mu$, u. 15—27 $\mu$; *E. crispa* ob. 45—54 $\mu$, u. 15—27 $\mu$; *E. granatensis*. ob. 18—30 $\mu$, u. 9—15 $\mu$; *E. orinocensis*, ob. 21—40 $\mu$, u. 9—20 $\mu$; *E. Planchonii*, ob. 27—54 $\mu$, u. 18—30 $\mu$. Eine Ausnahme macht *E. guianensis* (ob. 21—45 $\mu$, u. 18—40 $\mu$), wo die Zellen der Ober- und Unterseite sich in ihrer Breite ungefähr decken und die unterseitigen höchstens am Blattrand etwas schmäler sind, als die oberseitigen (s. übrigens auch die obigen Zahlenangaben für *E. callitrichoides*). Die gewöhnlichen unterseitigen Zellen sind im allgemeinen annähernd vierseitig in der Flächenansicht und wenig (z. B. *E. crispa*) bis stark (z. B.

*E. granatensis*) in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Die oberseitigen sind entweder auch vierseitig und dabei mäßig oder stärker (*E. guianensis*) gestreckt (*E. callitrichoides, chilensis, granatensis, guianensis* und *orinocensis*) oder aber sie zeigen in der Flächenansicht einen Übergang zur mehr isodiametrisch-polygonalen Gestalt (*E. canadensis, crispa,* auch *Planchonii*). Abweichungen von der gewöhnlichen Struktur zeigen oberseits namentlich die über dem Nervenleitbündel gelegenen, oft recht langgestreckten Zellen, sowie die Zellen der äußersten Randzellenreihen, welche oft schmäler sind. Bei *E. granatensis* und *orinocensis* beobachtete ich in der Mitte der Außenwand von oberseitigen Epidermiszellen ähnliche kreisförmig oder elliptisch abgegrenzte Areale, wie bei bestimmten *Halophila*-Arten. In der unterseitigen Epidermis sind vor allem die Randfasern (Fig. 6—7) zu besprechen, die ein ausgezeichnetes Merkmal der typischen *Elodea*-Arten bilden. Sie

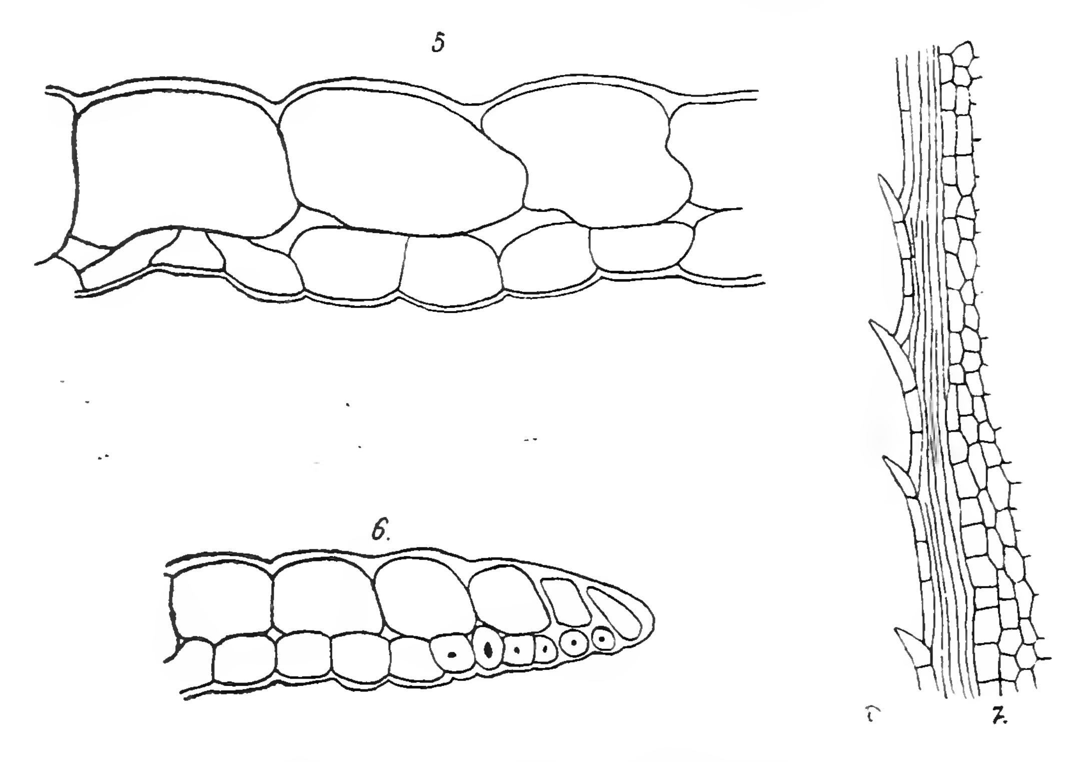



Fig. 5—7. *Elodea canadensis*.
Fig. 5. Blattquerschnitt ($^{270}/_1$). Fig. 6. Querschnitt des Blattrandes ($^{270}/_1$).
Fig. 7. Blattrand in der Flächenansicht ($^{46}/_1$).

fehlen nämlich nur bei *E.? densa* und ? *Najas*. Schenck (13, p. 17 und Taf. III, Fig. 13) hat sie für *E. canadensis* gezeichnet und beschrieben. Er bemerkt, daß das Nervenleitbündel an seiner Unterseite von einer Bastfasergruppe begleitet ist und sagt im Anschluß daran: „Außerdem sind die unmittelbar unter demselben gelegenen Epidermiszellen, sowie an den Blatträndern mehrere nebeneinander liegende Zellen der unteren Epidermis langgestreckt und verdickt, also bastfaserartig differenziert. Die Randfasern dürften die zarte Lamina wirksam gegen Einreißen schützen. Vielleicht besitzt auch *Hydrilla* solche Fasern.“ Dem ist gleich beizufügen, daß *Hydrilla* keine Randfasern hat, so daß sich durch ihren Besitz *E. canadensis* ganz leicht und sicher von *Hydrilla v.*, mit der sie nicht selten in den Herbarien vermengt ist, unterscheiden läßt — viel leichter als durch die Gestalt der Achselschüppchen, da diese an den älteren Internodien nicht mehr zu finden sind. Bei *Hydrilla*

kommen unterseits am Blattrand zwar mitunter, wie ich z. B. an dem Henkel'schen Material sah, recht langgestreckte (bis 500 $\mu$ lange) und mit dem einen Ende auch nach Art des Prosenchyms in einandergekeilte Zellen vor; doch sind diese Zellen rücksichtlich Wanddicke und Lumen von den zunächt liegenden unterseitigen und typisch parenchymatischen Zellen nicht verschieden. Die Randfasern haben zunächst das gemeinsam, daß sie typisch prosenchymatisch sind. Sie sind dabei oft sehr dickwandig und englumig, wie bei *E. canadensis*, zuweilen aber auch weiterlumig, wie bei *E. Planchonii*. Bei *E. canadensis* habe ich bis 6 Randfasern nebeneinander angetroffen, bei *E. chilensis, crispa, granatensis* und *Planchonii* auf größere Strecken des Blattrandes hin 2 oder sogar 3—4 Randfasern, während ich bei *E. callitrichoides, orinocensis* und *guianensis* die Randfasern gewöhnlich nur da in Zweizahl antraf, wo sie mit ihren Enden sich nebeneinander schieben. Bei *E. guianensis* stellte ich ihre Länge mit 660, 735 und sogar 960 $\mu$ fest. Die Randfasern reichen bei manchen Arten, wie bei *E. canadensis*, bis an die Basis des Blattes; an dem schmalen Blatt von *E. guianensis* beginnen sie dagegen erst $4^1/_2$—$5^1/_2$ mm über der Blattbasis. Sie erstrecken sich bis nahe zur Blattspitze, greifen aber nicht um diese herum. Bei *E. callitrichoides* konstatierte ich ein Aussetzen der Randfasern an kurzen Strecken des Blattrandes. Die oben angeführte Bemerkung von Schenck, daß solche Faserzellen im Anschluß an die pericyklische Faserzellengruppe (s. Fig. 13 bei Schenck) auch in der unterseitigen Epidermis vorkommen, kann ich in dieser Präzision nicht bestätigen. An einigen, aber nicht allen Blättern von *E. canadensis* beobachtete ich allerdings, daß im oberen Teil der Spreite die unter dem Leitbündel gelegenen Epidermiszellen schmäler, stärker gestreckt und dickerwandig als sonst an dieser Stelle sind, und manchmal auch eine faserartige Zuspitzung zeigen; eine wirkliche Fasernatur liegt aber nicht vor. Weitere Abweichungen von der Beschaffenheit der gewöhnlichen unterseitigen Zellen finden sich bei einem Teil der Arten noch insofern, als insbesonders im unteren Teil der Spreite rechts und links vom Nerven je eine Längszone von breiteren Zellen zu beobachten ist, welche beide zuweilen an der Spreitenbasis über dem Nerven zusammenschließen, und als im oberen Teil der Spreite die direkt über dem Nervenleitbündel gelagerten Zellen relativ stark gestreckt sind. Spaltöffnungen fehlen[1]). Die bei allen Arten vorkommenden feinen Randzähne des Blattes werden ausschließlich von den geraden und spitzen einzelligen Deckhaaren gebildet. Diese finden sich einzeln oder gepaart auch an der Spitze des Blattes; mitunter hat es den Anschein, als wenn von 2 apikalen Haarzellen nur eine zum Haar ausgewachsen ist. Bei *E. crispa* allein kommt in ähnlicher Weise, wie bei den *Lagarosiphon*-Arten, an der Blattspitze ein Komplex

---

[1]) Die schon von Caspary (Bot. Zeitung 1858. p. 315 u. Taf. IX. Fig. 4) an der Spitze der äußeren Perigonblätter angegebenen und abgebildeten Stomata liegen auf beiden Seiten nicht nur einzeln, sondern auch zu mehreren, 2—5 in Gruppen beisammen, dabei sich direkt berührend und mitunter unvollständig ausgebildet, indem nur eine Schließzelle entwickelt ist. Nebenzellen fehlen.

von besonderen Zellen vor; er ist auch hier rechts und links von einem Randhaar begleitet. Sekretzellen finden sich weder im Stengel noch im Blatt. In absterbenden Blättern von *E. canadensis* und ebenso im Herbarmaterial anderer Arten findet man allerdings nicht selten auf beiden Blattseiten mit einem braunen Inhalt erfüllte Epidermiszellen, die den braunen Sekretzellen von *Hydrilla* ähnlich sind und sich mit der Lupe schon als braune Punkte bemerkbar machen. Der sorgsame Beobachter wird aber unter dem Mikroskop leicht feststellen können, daß in dem braunen Inhalt Chlorophyllkörner eingeschlossen sind oder wenigstens auf derselben Blattfläche Zellen mit Chlorophyllkörnern zu finden sind, in denen schon die Bräunung des Inhaltes begonnen hat, wozu noch kommt, daß den betreffenden Zellen die Abrundung der braunen Idioblasten abgeht, daß ihr Umriß sich von dem der anderen nicht braunen Zellen ganz und gar nicht unterscheidet. In dem Nervenleitbündel fehlen auch bei *Elodea* ringförmig oder spiralig verdickte Tracheen. „Gefäße" — es sind übrigens nur tracheenähnliche Elemente — mit unvollständigen Ringverdickungen hat Caspary (3, p. 439 und Taf. XXVIII, Fig. 62—63 A) bei *E. canadensis* in dem Leitbündel des Stengels und den von diesem abzweigenden Blattspurbündeln, soweit sie noch im Stengel verlaufen, beobachtet. Typische Bastfasergruppen an der Unterseite des Nervenleitbündels bemerkt schon Schenck für *E. canadensis*; ich sah sie noch bei *E. granatensis* und *orinocensis*. Kleine doppelt oder nicht doppeltbrechende, verschieden gestaltete Kristalle sind nicht selten in der Epidermis. Bei *E. crispa* bestehen die würfeligen oder stäbchenförmigen, schwach oder nicht doppeltbrechenden Kristallkörper, die in größerer Zahl fast jeder Epidermiszelle zu sehen sind, gemäß der Einwirkung der bekannten Reagenzien (Essigsäure, Salzsäure, konz. Schwefelsäure) aus Kalkoxalat. Die an der Blattbasis in Zweizahl vorhandenen Achselschüppchen, welche sich aus zwei Zellagen zusammensetzen, sind nach Caspary stets ungewimpert. Bei *Elodea canadensis* sah ich die eine oder andere Randzelle derselben halbkugelig vorspringen und in diesen anscheinend eine subkutikulare Sekretion. Nach Schilling (18, p. 335—336 und Fig. 4 auf p. 334) sind die Achselschüppchen von *E. canadensis* Schleimbildner. Der Schleim entwickelt sich subkutikular aus den äußersten Teilen der Zellmembrane und sprengt schließlich die blasig abgehobene Kutikula.

### *Elodea? densa* Casp.

*E. densa* unterscheidet sich in anatomischer Beziehung von den typischen Arten des Genus durch den Mangel der unterseitigen Randfasern und durch den Besitz von epidermalen Sekretzellen mit hellem, harzigem, durch Jodjodkalium sich schöngelb tingierendem Inhalt.

Im übrigen schließt sich die Art rücksichtlich der Blattstruktur an die anderen an. Das Blattgewebe wird bis auf die einzellreihige Blattkante und dem einzigen Nerven mit seiner nächsten Umgebung, wo sich

1—2 Mesophyllzellenlängsreihen einschieben, nur von der ober- und unterseitigen Epidermis gebildet. Die Epidermiszellen sind in der Richtung des Nerven deutlich gestreckt und in Längsreihen angeordnet; in der Flächenansicht sind sie vierseitig, gewöhnlich auch noch so im obersten Teil der Spreite. Die gewöhnlichen oberseitigen Epidermiszellen sind ungefähr zweimal so breit, als die darunter gelegenen unterseitigen (ob. 36 – 51 $\mu$, u. 15—27 $\mu$); erstere sind auch, wie bei *E. canadensis,* im Querschnitt viel höher und damit viel geräumiger. Oberseits sind außerdem die Epidermiszellen über dem Nervenleitbündel und am äußersten Blattrand schmäler als sonst, unterseits die über dem Nervenleitbündel gelegenen, namentlich im unteren Teil der Spreite, breiter. Die meist geraden einzelligen Haare bilden allein oder fast allein die Zähnelung des Randes; ein einzelnes Haar findet sich an der Blattspitze. Der Nerv enthält keine Tracheen. Nur bei dem Exemplar von Tweedie fand sich an der Unterseite des Leitbündels eine kleine Gruppe aus 2—3 dickwandigen und englumigen Faserzellen. Die Achselschüppchen sind fast kreisrunde, zweizellschichtige Gebilde mit nicht ganz $^1/_3$ mm Durchmesser, deren Zellen zum Teil stark vorspringen, aber nicht sekretorisch sind (s. auch 12. Holm, Fig. 46 auf pl. IV).

Eine genaue Besprechung erfordern die Sekretzellen, welche auch zahlreich in dem Stengel (pl. v.) vorkommen und in beiden Organen, Blatt und Stengel, auf die Epidermis beschränkt sind. Sie zeichnen sich im getrockneten, wie im lebenden Material durch ihren farblosen Inhalt aus, der im Gegensatz zu dem Inhalt der anderen Epidermiszellen keine Chlorophyllkörner einschließt. Wohl wegen ihres farblosen Inhaltes sind diese Sekretzellen von Holm (12, p. 19—21 und pl. IV) übersehen worden, welcher von Seubert und zweifellos richtig bestimmtes, von Warming gesammeltes brasilianisches Material der *E. densa* zum Gegenstand einer anatomischen Untersuchung gemacht hat. Deshalb sei gleich bemerkt, daß sie durch Einlegen von Blattstücken des lebenden, wie des getrockneten Materials in Jodjodkalium und die hierdurch bewirkte schöne weingelbe Färbung ihres Inhaltes sofort aufzufinden sind. Die Sekretzellen finden sich in den beiden Epidermisplatten des Blattes. Oberseits sind sie nur auf eine nicht sehr schmale Randzone der Blattfläche beschränkt. Unterseits treten sie zahlreich fast auf der ganzen Blattfläche auf, jedoch abgesehen von einer Randzone, die sich mit der vorhin erwähnten nicht ganz deckt, so daß sehr wohl noch eine unterseitige Sekretzelle näher dem Blattrand gelegen sein kann, als eine oberseitige. Die Sekretzellen liegen auf beiden Seiten entweder einzeln oder zu 2—4 hintereinander in einer zum Nerven parallelen Reihe. Sie sind auch meist in der Richtung des Nerven gestreckt, dabei verschieden lang, die längsten schmäler, die kürzeren breiter in der Flächenansicht. Die folgenden Zahlen bringen das Verhältnis von Längen- und Breitendurchmesser bei den längsten zum Ausdruck: 120: (33—54) $\mu$, 178 : 24 $\mu$, 180 : 27 $\mu$ u. s. w. Die Sekretzellen erscheinen bei tiefer Einstellung in der Flächenansicht breiter und

an den Enden abgerundet; an der Bildung der Blattoberfläche sind sie mit einer kleineren Fläche beteiligt. In der Stengelepidermis sind die Sekretzellen gleich den anderen Zellen des Hautgewebes in axiler Richtung gestreckt, dabei kürzer oder länger. Sie fehlen, wie nochmals ausdrücklich hervorgehoben werden soll, im Grund- und Stranggewebe des Stengels. Dort sind auch Sekretzellen mit anderem Inhalt nicht zu beobachten gewesen. Über die Reaktionen des Sekretes, die namentlich an dem lebenden Material angestellt wurden, ist folgendes anzuführen. Mit Alkohol wird der stark lichtbrechende Inhalt zunächst grau und fein krumös; Zufließen von Wasser verursacht dann wieder ein Aufquellen zum hellen, lichtbrechenden Inhalt. Nach sehr langer Einwirkung von Alkohol ist völlige Lösung des Sekretes eingetreten, indem nur körnige Plasmareste und der Zellkern zurückbleiben. Mit Jodjodkalium tritt die schon erwähnte schöne weingelbe Färbung des Sekretes auf, die sich auf Zusatz von verdünnter Schwefelsäure noch verstärkt, während auf Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure eine Rot- bis Rotbraunfärbung zu sehen ist. Längeres Liegen in Jodjodkaliumlösung läßt das gelbgefärbte Sekret als einen von der Zellwand losgelösten derbwandigen, im Innern mit vakuoligem Inhalt erfüllten Sack erscheinen. Durch Behandlung mit Javelle scher Lauge, Kalilauge oder Dämpfen von konzentrierter Salpetersäure wird keine Braunfärbung des Sekretes erreicht. Nach längerem Liegen in Kalilauge ist das Sekret hellgrün gefärbt; diese Färbung ist aber zweifellos durch die Einwirkung des Alkali auf den Farbstoff der Chlorophyllkörner in den benachbarten Zellen und die Imprägnierung des Sekretes mit der Farbstofflösung zu erklären, also nicht von Belang. Zu einer Täuschung, als ob „Myriophyllin“ in dem Sekrete enthalten wäre, kann leicht die Reaktion mit Vanillinsalzsäure Veranlassung geben. Mit diesem Reagens färbt sich nämlich das Sekret, mitunter unter Loslösung und Zusammenziehung, in einem Teil der Sekretzellen — nicht in allen — schön rosa oder sogar blutrot. Eine Rosafärbung wird ebenso stellenweise schon durch konzentrierte Salzsäure allein hervorgerufen. Diese Färbungen haben aber keine lange Dauer, und nach längerem Liegen tritt dann das Sekret zusammengezogen oder der Rest desselben in Tropfenform und dabei hellgrün gefärbt (im Salzsäureapparat stellenweise auch indigblau) entgegen. Die Rosa- oder Rotfärbung ebenso wie die Grünfärbung ist als keine charakteristische Eigentümlichkeit des Sekretes anzusehen. Die erstere ist keine Myriophyllinreaktion und lediglich bewirkt durch die Einwirkung der Reagenzien auf das Anthocyan, das in vielen Blattzellen vorhanden ist und durch die Imprägnierung des Sekretes mit der entstandenen roten Lösung; die letztere ist in gleicher Weise, wie die oben erwähnte Grünfärbung des Sekretes nach längerer Einwirkung von Kalilauge, zu erklären.

Zur äußeren Morphologie der vegetativen Organe und zur näheren Kenntnis der Blütenverhältnisse von *E. densa* ist im Anschluß an die Angaben von Planchon (Hydrocharidées nouvelles, in Ann. sc. nat., Sér. 3, T. XI, 1849, p. 79–81)

und von Caspary (3) folgendes anzuführen. Die Laubblattquirle sind 3-, 4-, 5- und mehrzählig. Die vegetativen Sprosse setzen, wie bei den anderen *E.*-Arten, mit 2 Vorblättern ein. Diese Vorblätter liegen aber, wie an den entwickelten und den unentwickelten, im Knospenstadium befindlichen Seitensprossen mit voller Sicherheit festgestellt wurde, nicht, wie bei *E. canadensis* lateral, sondern vielmehr median. Dabei ist das hintere Vorblatt das größere und umschließt in der Knospe das vordere. Weiter ist hervorzuheben, daß bei *E. densa*, gleichwie für *Elodea* überhaupt und speziell für *E. canadensis* angegeben wird (Eichler, Blütendiagramme I, 1875, p. 92), das Tragblatt der Inflorescenz, und zwar mit dieser selbst, zum nächsten Blattquirl herabrückt, so daß der obere in Bezug auf die Zahl seiner Laubblätter reduziert erscheint; zuweilen rücken sogar 2 Laubblätter herab. Ich konstatierte bei *E. densa* die folgenden Fälle: oberer Quirl mit 3 Laubbl., nächst unterer mit 4 und 1 herabgedrücktem, in der Achsel des letzteren die Inflorescenz, kurz ausgedrückt: ob. 3, u. 4 + 1; weiter nach diesem Schema: ob. 3, u. 4 + 2, dabei die zwei herabgedrückten Blätter einmal bis auf die freien Spitzen verwachsen; ob. 4, u. 4 + 1; ob. 4, u. 5 +1; ob. 4, u. 6 + 2. Auch das Tragblatt einer vegetativen Knospe fand ich herabgerückt nach dem Schema: ob. 3, u. 4 + 1. Von *E. densa* sind nur die männlichen Blüten bekannt. Die Angabe bei Caspary (3, p. 435) und darnach auch bei Holm (12, p. 19), daß die weiblichen Blüten sich in einem Manuskript von Aug. de St. Hilaire des H. Mus. Paris beschrieben finden, ist mit Rücksicht auf die Ausführungen von Caspary auf p. 476 (unter *E. Najas*) auf einen Lapsus calami zurückzuführen, indem es p. 435 „*Egeria Najas*“ heißen muß statt „*Eg. densa*“. Die männlichen Inflorescenzen unserer Glashauspflanzen zeigen nicht 3, sondern 4—5 Blüten. Der Blütenstand ist anscheinend wickelartig. Er ist im jungen Zustand umschlossen von einer eiförmigen, dorsal zusammengedrückten, zweikantigen und an der Spitze zweizähnigen schlauchförmigen Spatha von etwa 14 mm Länge und 8 mm Breite. Auf die Zusammensetzung des Schlauches aus zwei lateral gelagerten Brakteen deutet nicht allein die zweizähnige Spitze, sondern auch die Tatsache hin, daß nur die beiden Kanten je ein Leitbündel (nebenbei gesagt, gleichwie auch in den Filamenten mit unvollkommen ausgebildeten Spiraltracheen) einschließen. An der Basis des Schlauches bemerkt man einige (5) kurzgestielte Achselschüppchen, die flächenartig, rundlich und stellenweise 3 Zellen dick sind. Schleimabsonderung findet innerhalb der Spatha nicht statt. Die Wand der Spatha ist im allgemeinen zweizellschichtig und enthält in der äußeren Zellschicht längsgestreckte Sekretzellen, einzelne oder mehrere in einer Reihe, analog denen des Blattes. Die Beobachtungen über die Struktur der männlichen Blüte fassen sich am besten in die folgende Diagnose zusammen: „Pedunculus 82 mm longus. Sepala 3, uninervia, ovata, $3^1/_2$ mm longa, $2^1/_2$ mm lata, viridula, aestivatione contorta. Petala 3, suborbiculari-obovata, 7 mm longa, 5 mm lata, alba. Stamina 9, 2 mm longa, filamentis incrassatis, epidermide subgloboso-papillosa instructis, antheris 4-locularibus, oblongis, 1 mm

longis. In centro floris tuberculum truncato-trilobum (verisimiliter ovarii rudimentum)“. Ich bemerke dazu noch, daß der Pollen kugelig ist, im Wasserpräparat einen Durchmesser von 75 $\mu$ zeigt und gelbgefärbt ist, keine Keimporen hat und mit einer reichlich- und feinstachligen Exine versehen ist. Die Gelbfärbung ist durch einen der Pollenoberfläche anhaftenden Farbstoff (Karoten?) bedingt, der mit konzentrierter Schwefelsäure schön blau wird.

*Elodea? Najas* Casp.

Bei dieser Art fehlen wieder die unterseitigen Randfasern, wodurch sie mit *E. densa* übereinstimmt. Doch unterscheidet sie sich von dieser wesentlich, daß keine Sekretzellen vorkommen.

Das Blattgewebe ist im allgemeinen zweischichtig. Das Breitenverhältnis der gewöhnlichen ober- und unterseitigen Epidermiszellen ([36—57] $\mu$: [12—24] $\mu$) ist ein ähnliches, wie bei den meisten anderen *E.*-Arten; zwei, mitunter sogar drei der in Richtung der Blattlängsachse gestreckten und in Längsreihen angeordneten unterseitigen Zellen treffen auf eine oberseitige. Die oberseitigen Zellen sind wenig gestreckt, mehr polygonal, als vierseitig in der Flächenansicht, im oberen Teil der Spreite sogar isodiametrisch-polygonal. Die Abweichungen in der Gestalt der Zellen über den Nerven, bezw. am Blattrand sind dieselben, wie bei *E. densa*. An der Bildung der Blattzähne sind außer den etwas gebogenen einzelligen Trichomen auch Zellen der Epidermisplatten beteiligt; die Blattspitze wird von einem kräftigen Haar gebildet.

Ich habe *Elodea densa* und *Najas*, welche bei Planchon die Gattung *Egeria* bilden, mit Rücksicht auf ihre unsichere Stellung in der Gattung *Elodea* mit einem Fragezeichen versehen. Der Entscheid, ob diese beiden noch recht ungenügend gekannten Arten, von denen die erstgenannte eine verbreitete Aquarienpflanze geworden ist, in der Tat aus dem Genus auszuscheiden haben und ob sie Glieder neuer Gattungstypen sind, muß einer monographischen Bearbeitung der Gattung überlassen bleiben.

Unter Berücksichtigung meiner anatomischen Untersuchungen glaube ich aber folgendes sagen zu sollen. Es ist sehr bemerkenswert, daß die Arten mit hermaphroditen Blüten, *E. granatensis*, *guianensis* und *orinocensis* mit der polygamischen *E. canadensis* und mit den Arten, bei welchen nur eingeschlechtige Blüten bekannt sind, *E. callitrichoides*, *chilensis* und *Planchonii*, den Besitz der Randfasern teilen. Dieser Befund gibt Caspary (3, p. 435) recht, daß er bei der Abgrenzung der Gattung *Elodea* dem Verhältnis der Verteilung der Geschlechter kein Gewicht beigemessen hat. Damit fällt auch das Gattungsmerkmal der Dioecie für *Egeria*. Dagegen gewinnt durch das Hinzukommen anatomischer Unterscheidungsmerkmale (keine Randfasern bei beiden *Egeria*-Arten und epidermale Sekretzellen bei *E. densa*) das äußere Merkmal, daß sich

bei *Egeria* in einer Spatha statt einer einzigen männlichen Blüte, wie sonst bei *Elodea*, 2 und mehr entwickeln, eine größere Bedeutung, als Caspary (3, p. 436) diesem Zahlenverhältnis eingeräumt hat. Auch ist bei der Frage nach der systematischen Stellung der beiden Arten die beträchtliche Größe der inneren Perigonblätter zu berücksichtigen, namentlich bei *E. densa*, deren Blüten schon Planchon sehr zutreffend mit denen des *Ranunculus aquatilis* verglichen hat, und ebenso die mediane Stellung der Vorblätter der vegetativen Seitensprosse bei *E. densa*. Was St. Hilaire in seinem Manuskript über die weiblichen Blüten von *E. Najas* angibt, ist für die angeschnittene Frage von keiner Bedeutung.

In der Aufzählung des Untersuchungsmaterials ist auch *E. crispa* mit einem Fragezeichen versehen. Ich habe sie noch nicht blühen sehen. Sie ist eine Einführung von Henkel-Darmstadt und stammt gemäß der Angabe in Henkels Katalog n. 96, 1908, p. 26, aus Südafrika (Hansen, Klerksdorp). Aus pflanzengeographischen Rücksichten ist schon die Zugehörigkeit der Pflanze zu *Elodea* fraglich. *Elodea* ist bisher nur aus dem amerikanischen Kontinent und eingewandert in Europa bekannt. Anatomisch stimmt die Pflanze, insbesonders durch die Randfasern, im wesentlichen mit *Elodea* überein. Die Struktur der Blattspitze (s. oben) erinnert aber an *Lagarosiphon*, wo auch die Randfasern vorkommen.

Untersuchungsmateral:[1]) *E. callitrichoides* Casp., Ex Herb. Richard in Herb. Drake (Paris)[2]). — *E. canadensis* Casp., pl. v. — *E. chilensis* Casp., Bang n. 165, Bolivia, H. M. — *E.? crispa* Hort., pl. v. Henkel und Haage und Schmidt. — *E.? densa* Casp., Tweedie, Buenos Ayres, Herb. Hookerian. (London); pl. v., Hort. Erlang., auch Haage und Schmidt; *E. densa* var. *longifolia* Hort., pl. v., Henkel. — *E. granatensis* Humb. et. Bonpl., Herb. de l'Amérique équatoriale, donnée par Bonpland n. 1757 (Paris). — *E. guianensis* Rich., Martius, Brasilia, H. M. — *E.? Najas* Casp., St. Hilaire B' n. 1840, Brasilien (Paris). — *E. orinocensis* Rich., Ex Herb. Richard, Herb. Drake (Paris). — *E. Planchonii* Casp., Cleghorn, Canada, Herb. Hookerian. (London).

Literatur: 2. Chatin, p. 24—25 und p. 26—27, pl. X—XI; 3. Caspary, p. 439—461 Taf. XXVII—XXIX; 7. Horn, p. 426—433 mit Taf.; 12. Holm, p. 19—21 und 24, pl. IV; 13. Schenck, p. 17 u. 45—46, Taf. III, Fig. 13 und Taf. VIII, Fig. 44; 18. Schilling, p. 335—336 und Fig. 4 auf p. 334; 21. Weinrowsky, p. 36; 22. Kirchner, Löw und Schroeter, p. 678—688.

## 4. Lagarosiphon.

Im Index Kewensis sind bis jetzt zwölf Arten angeführt, die aber nur zum Teil näher bekannt sind. Diese sind: *L. cordofanus*

---

[1]) Das Blattmaterial der Originalien aus Paris und London erhielt ich durch die Güte des Kollegen Lecomte vom Muséum d'histoire naturelle und des Direktors von Kew-Gardens Prain. Ihnen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

[2]) Die unter dem Namen *E. callitrichoides* von Haage und Schmidt bezogene Handelspflanze hat keine Randfasern und gehört darnach nicht zu *E. callitrichoides* Casp. und wahrscheinlich überhaupt nicht zu *Elodea*.

Casp., *crispus* Rendle, *densus* Ridley, *Fischeri* Gürke, *hydrilloides* Rendle, *madagascariensis* Casp., *muscoides* Harv., *Nyassae* Ridley, *rubellus* Ridley, *Schweinfurthii* Casp., *Steudneri* Casp. und *tenuis* Rendle. Ihre Blätter sind sitzend, lineal bis lanzettlich, kürzer oder länger und einnervig (s. Anm. 1 auf p. 61). Bei der Mehrzahl der Arten sind nur die weiblichen Blüten beschrieben; die männlichen, welche für die Frage nach der Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Lagarosiphon* von ausschlaggebender Bedeutung sind, nur bei *L. crispus, muscoides* und *rubellus*.

Den Typus der Gattung bildet bekanntlich *L. muscoides*. Die charakteristischen Merkmale des Genus bestanden für Caspary (3, p. 477) „in Dioecismus und Dreimännigkeit, darin, daß viele männliche Blüten, nicht eine bis drei in einer Spatha gebildet werden, daß die Blätter zerstreut stehen und die Samenknospen orthotrop und aufrecht sind.“ Von diesen exomorphen Kennzeichen ist für die Unterscheidung von der nächstverwandten Gattung *Elodea* nur das einzige wesentlich, daß die männlichen Blüten zu vielen in einer Spatha sich entwickeln, während die meisten anderen auch innerhalb der Gattung *Elodea* auftreten und die Blattstellung bei *Lagarosiphon* in der gegenwärtigen Umgrenzung nicht einheitlich ist.[1]) Da die männlichen Blüten nur bei den drei oben genannten Arten gesammelt sind, so scheint es fast, als ob die Einreihung der anderen unter *Lagarosiphon* vor allem aus pflanzengeographischen Rücksichten erfolgt ist, deshalb, weil sie in Afrika oder Madagaskar heimisch sind im Gegensatz zu *Elodea*, die nur nord- und südamerikanische Arten enthält.

Die anatomische Untersuchung des Blattes, zu welcher mir außer *L. muscoides* leider nur noch *L. cordofanus, densus, madagascariensis* und *Schweinfurthii*, diese sämtlich mit floribus masculis ignotis, zu Gebote standen, hat kein wesentliches anatomisches Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Elodea* feststellen lassen. Dagegen ergab sie, daß die Randfasern in der unterseitigen Blattepidermis, welche für die typischen *Elodea*-Arten so charakteristisch sind, bei *L. muscoides* und auch bei *L. Schweinfurthii* vorkommen, aber nicht bei den drei übrigen Arten. Eine Untersuchung der sämtlichen *Lagarosiphon*-Arten in dieser Hinsicht wird für die Klärung des gegenwärtigen Inhaltes der Gattung von großem Wert sein.

Ich lasse nun zunächst die Beschreibung der Blattstruktur von *L. muscoides* folgen und bespreche dann die der anderen von mir untersuchten Arten.

Das lineale Blatt von *L. muscoides* besitzt ein schmales, von mehr als zwei Zellschichten gebildetes Mittelfeld, welches den einzigen Nerven und zu dessen beiden Seiten ein wenig entwickeltes Mesophyll einschließt, während der übrige Teil des Blattes nur von zwei Zellagen, der ober- und der unterseitigen Epidermis, gebildet wird. Das Mesophyll besteht aus dem Begleitgewebe, das sich

[1]) *L. hydrilloides* hat folia verticillata. Für *L. cordofanus, crispus* und *rubellus* werden folia subopposita angegeben.

an den Leitbündelstrang des Nerven anschließt, und beiderseits davon gewöhnlich nur noch aus je einem, nur eine Zelle breiten und zum Nerven parallel verlaufenden Mesophyllstreifen, welcher von dem Begleitgewebe durch einen „inneren“ Interzellulargang getrennt ist. Seine Zellen sind insgesamt in der Richtung der Blattlängsachse gestreckt und in Längsreihen angeordnet. Die „inneren“ Interzellulargänge sind stellenweise, und zwar im unteren Teil des Blattes durch eine Querzelle, weiter oben durch papillöse Ausstülpungen von Zellen des Mesophyllstreifens unterbrochen. An der dem Blattrand zugewendeten Außenseite der Mesophyllstreifen, zwischen diesen einerseits und den gleich näher zu besprechenden Sklerenchymfaserbündeln oder dem zweizellschichtigen Teil der Spreite andererseits findet sich noch je ein zweiter und meist schmaler „äußerer“ Interzellulargang. Hinzuzufügen ist noch, daß im obersten Teil des Blattes die Mesophyllstruktur und die Luftgänge entsprechend reduziert sind. Als Abgrenzung des Mittelfeldes vom zweizellschichtigen Teil der Blattspreite treten im Blattinnern Sklerenchymfaserbündel auf, die sich in den untersuchten Blättern etwas verschieden verhalten. Entweder fand ich rechts und links vom Mittelfeld ein Faserbündel, welches das Blatt in seiner ganzen Länge von der Basis an bis zur Spitze durchzieht (Drege) oder die Bündel beiderseits nur an der Blattspitze (Drege) oder die Bündel beiderseits schon am Blattgrund, dann auf beiden Seiten, aber ungleichweit gegen die Spitze vordringend, auf der einen nicht ganz bis zur halben Blattlänge, auf der anderen bis über zwei Drittel der Blattlänge, sodann aussetzend und schließlich, an der Blattspitze, einseitig oder beiderseits eine Faserzelle (Ecklon und Zeyher). Noch andere Verhältnisse mögen vorkommen. Sekretzellen fehlen, ebenso die Tracheen im Nerven und die Stomata. Ziemlich lange spitze, einzellige Haare der Blattkantenzellenreihe bedingen die Wimperung des Blattes. Die oberseitigen Epidermiszellen sind direkt über dem Nerven schmal und langgestreckt. Im zweischichtigen Teil sind sie breiter (bis 24 µ bei Drege, 15—21 µ bei Ecklon und Zeyher) und mehr oder weniger gestreckt, über den randständigen Sklerenchymfasergruppen der unterseitigen Epidermis wieder schmäler und langgestreckt. Die unterseitigen Epidermiszellen sind im Mittelfeld an der Blattbasis breit, weiter oben schmäler und mehr oder weniger langgestreckt. Im zweizellschichtigen Teil sind sie sehr schmal (6—10 µ) und gestreckt. Die sklerenchymfaserartige Ausbildung erstreckt sich auf vier oder mehr Randzellenreihen. Abgesehen von diesen sind die sämtlichen Epidermiszellen in der Flächenansicht annähernd vierseitig und in Längsreihen angeordnet.

*L. Schweinfurthii* schließt sich rücksichtlich der Gestalt und Anordnung der Epidermiszellen, der Behaarung des Blattrandes, der Struktur des Mesophylls etc. und besonders durch den Besitz der unterseitigen randständigen Sklerenchymfaserbündel an *L. muscoides* an. Als Abgrenzung des Mittelfeldes nach außen traf ich in allen Blättern auf den beiden Seiten des

Nerven die Sklerenchymfaserbündel des Mesophylls von der Blattbasis bis zur Spitze an. In dem zweischichtigen Teil der Blattspreite beträgt der Breitendurchmesser der oberseitigen Epidermiszellen 15—30 μ, der unterseitigen 6—12 μ.

Die drei anderen Arten, *L. cordofanus*, *densus* und *madagascariensis*, weichen ganz erheblich durch das Fehlen der randständigen Sklerenchymfaserbündel in der unterseitigen Epidermis ab. Sekretzellen, Nerventracheen und Stomata fehlen, wie bei *L. muscoides* und *Schweinfurthii*. Die Struktur des Mittelfeldes und des Mesophylls ist bei den drei Arten im Prinzip die gleiche, wie bei *L. muscoides*. Nur sind die Interzellulargäuge, insbesondere die „inneren" viel weiter. Die inneren Luftgänge sind im unteren Teil des Blattes von Querdiaphragmen unterbrochen, die mehrere kleine Zellen breit sind, während weiter oben an ihre Stelle einzelne Querzellen oder Ausstülpungen von Zellen der Mesophyllstreifen treten. Die letzteren beiden finden sich auch als Unterbrechungen der „äußeren" Luftgänge.[1] Als Abgrenzung des Mittelfeldes nach außen finden sich nur bei *L. cordofanus* und *densus* die Sklerenchymfasergruppen im Blattinnern. Bei der zuerst genannten Art durchziehen sie das Blatt beiderseits vom Grund an bis in eine Entfernung von $^1/_3$ bis 1 mm von der Blattspitze, dabei ungleichweit auf den beiden Seiten vordringend. Bei der zweiten zeigen verschiedene Blätter ein sehr ungleiches Verhalten: Die Fasergruppen kommen beiderseits nur im unteren Teil des Blattes (bis 5 mm von der Basis) vor, dann weiter aufwärts nur auf der einen Seite des Nerven bis in eine Entfernung von 4 mm von der Blattspitze, oder aber nur auf der einen Seite des Nerven von der Basis bis zur Spitze, oder aber sie fehlen schon beiderseits an der Blattbasis. Eine deutliche Zähnelung des Blattrandes, an welcher außer längeren und spitzen Haarzellen auch die benachbarten Randzellen teilnehmen, hat nur *L. cordofanus*; die beiden anderen Arten besitzen nur eine Wimperung durch längere und spitze einzellige Trichome. Die Struktur der Blattepidermis in dem zweischichtigen Teil der Spreite läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die oberseitigen Zellen breiter (Br.-Durchm. 21—33 μ bei *L. cordofanus*, 18—27 μ bei *L. densus*, 18—24 μ bei *L. madagascariensis*) und fast isodiametrisch und polygonal (*L. c.*, auch *L. m.*) oder doch nicht sehr stark gestreckt und dabei in Längsreihen angeordnet (*L. d.*) sind, die unterseitigen dagegen viel schmäler, meist etwa $^1/_2$ mal so breit (Br.-Durchm. 9—18 μ bei *L. c.*, 6—9 μ bei *L. d.*, 8—10 μ bei *L. m.*), annähernd vierseitig, stärker gestreckt und in Längsreihen angeordnet. Auf die Abweichungen im Mittelfeld einzugehen, würde zu weit

[1]) Rendle (l. c. p. 381 u. pl. XXXI, Fig. 9) gibt für *L. crispus* eine Mittelrippe und zwei schwächere seitliche Längsnerven, sowie die Längsnerven verbindende Quernerven an. Wright (in Thiselton-Dyer, Flora of tropical Africa. VII. 1897. p. 4) dreinervige Blätter. Nach den obigen Angaben ist es nicht ausgeschlossen, daß die seitlichen Längsnerven auf die Sklerenchymfaserbündel des Mesophylls, die Quernerven auf Querdiaphragmen zurückzuführen sind.

führen. Dagegen ist noch hervorzuheben, daß ich bei allen drei Arten mehr oder minder häufig in der Mitte der Außenwände der oberseitigen Epidermiszellen dieselben eigentümlichen kreisförmig oder elliptisch abgegrenzten Stellen beobachtet habe, wie bei bestimmten *Halophila*- und *Elodea*-Arten; bei *L. densus* sah ich manchmal zwei konzentrische, durch einen sehr schmalen Zwischenraum getrennte Ellipsen und innerhalb des elliptischen Areals eine körnige Struktur an der Innenfläche der Zellwand.

Für alle fünf Arten und für *L. Steudneri* nach Caspary, (s. Taf. IV, Fig. 6 in dem unten zitierten Werk von Schweinfurth) ist noch anzuführen, daß an der rechts und links von je einem Randhaar flankierten, verschieden breiten Blattspitze eine Gruppe aus besonderen, oft abgerundeten Zellen zu sehen ist, die sich hier und dort (*L. muscoides*) abzulösen beginnen, wie dies bei Bildung der sogenannten Apikalöffnungen von Wasserpflanzen vorkommt. Die Achselschüppchen, die in den Artdiagnosen nicht überall angegeben werden und in Zweizahl am Blattgrund auftreten, haben eine verschiedene Gestalt. Nach Caspary (3, Bot. Zeit., und in Bremer Berichten, s. unten) sind sie bei *L. cordofanus, madagascariensis* und *Schweinfurthii* an ihrer Spitze mit Papillen versehen, nicht so bei *L. muscoides;* bei diesem stellte ich ihre Zusammensetzung aus zwei Zellagen fest.

Untersuchungsmaterial: *L. muscoides* Harv., Ecklon et Zeyher n. 1732, Cap. b. sp., ♂ u. ♀ Exemplare, sowie Drege n. 2276, Cap. b. sp., beide aus Herb. Lips. — *L. cordofanus* Casp., Kotschy n. 170. Nubia, H. E. — *L. densus* Ridley, Hildebrandt n. 3804, Madagascar, H. M. — *L. madagascariensis* Casp., Hildebrandt n. 3422. Madagascar, H. M. — *L. Schweinfurthii* Aschers., Schweinfurth n. 2457. Djurland. H. M.

Literatur: 2. Chatin. p. 23 (sub *Hydrilla muscoides*, cfr. pl. IX. Fig. 4—6') und p. 26—27. pl. XI. Fig. 1—3' (sub *Udora cordofana*[1]); 3. Caspary, p. 477—480 u. Taf. XXIX. — Anatomische Angaben finden sich auch bei den Autoren, welche die zu *L. muscoides* und *cordofanus* hinzugekommenen Arten veröffentlicht haben, so bei: Caspary, in Schweinfurth, Beitrag z. Flora Äthyopiens, Berlin, 1867, p. 200—201 u. Taf. IV. in Bot. Zeit., 1870, p. 88—89 u. in Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen VII. 1882. p. 252—254 u. Taf. XVIII; Ridley, in Journal of the Linn. Society XXII. 1886. p. 233—236; Rendle, in Journ. of the Linn. Soc. XXX. 1895. p. 380—382 u. pl. 31 - 32. Sie enthalten aber wenig wesentliches bis auf die Zahl der Randhaare, welche für die Artcharakteristik verwendet wird.

## 5. Vallisneria.

*Vallisneria spiralis* ist bekanntlich mit langen, bandförmigen, von fünf Längsnerven und zahlreichen, in der gleichen Richtung

[1]) Die von Chatin im Text und auf der Tafel als *U. cordofana*, in der Figurenerklärung p. 36 irrtümlich (?) als *U. verticillata* bezeichnete Pflanze zeigt schon entgegen Caspary (3, p. 480 u. Taf. XXIX, Fig. 78) im Grundgewebe des Stengels keine Luftgänge, während bei *L. c.* vier Kreise von solchen vorkommen. Ebenso wenig entspricht das Querschnittsbild des Blattes mit zwei großen, fast die ganze Breite der Blattspreitehälften einnehmenden Lakunen in Fig. 3' meinem Befunde. Chatins Angaben treffen nicht auf *L. cordofanus* zu.

verlaufenden Luftkanälen durchzogenen Blättern versehen. Von den seitlichen Nerven liegen die zwei dem Mittelnerven zunächst gelagerten, die „inneren“, näher dem Blattrand als der Mittelrippe, die „äußeren“ nahe dem Blattrand. Die „inneren“ vereinigen sich unfern der Blattspitze im Bogen miteinander und mit dem Mittelnerven; die „äußeren“ schließen sich nur ein wenig mehr entfernt von der Spitze im Bogen an die „inneren“ an. In anatomischer Beziehung sind die folgenden Merkmale hervorzuheben: Das großzellige Mesophyll, das von zylindrischen, in der Längsrichtung des Blattes ziemlich stark gestreckten und in Längsreihen angeordneten Zellen gebildet und in derselben Richtung von weiten Luftgängen durchzogen wird, die im Verhältnis dazu viel kleinerzellige, chlorophyllreiche Epidermis, das Fehlen der Spaltöffnungen, Haare und Nerventracheen, das Vorkommen von Sekretzellen, deren Inhalt in der lebenden Pflanze hell, in der getrockneten braun gefärbt ist, im Mesophyll, in den Leitbündeln (dort schlauchartig gestreckt) und in den Querdiaphragmen der Luftgänge (dort idioblastenartig, oft in Form eines wenig in den Luftgang vorspringenden linsenförmigen Körpers oder einer stark vorspringenden Kugel).

Die Blattstruktur ist wiederholt in der Literatur beschrieben, jedoch nicht in ganz befriedigender Weise. Schencks Querschnittsbild (13, Taf. IV, Fig. 20a) und Beschreibung bezieht sich auf den oberen und breitesten, typischen Teil der Blattspreite, die Abbildung von Müller (11, Taf. VII, Fig. 16) auf den basalen. Die Epidermiszellen sind beiderseits von gleicher Beschaffenheit, in Längsreihen angeordnet, im allgemeinen wenig gestreckt, meist vierseitig, im oberen Teil des Blattes fast isodiametrisch-polygonal. Sie sind viel kleiner als die Mesophyllzellen. Den obigen Angaben über die Mesophyllzellen, die schon bei der Betrachtung des lebenden Blattes mit der Lupe, im Gegensatz zu den Epidermiszellen, deutlich sichtbar sind, ist noch anzuführen, daß sie meist einen großen rundlichen Querschnitt zeigen; kleiner ist dieser namentlich bei den Zellen, welche die Leitbündel der Nerven umhüllen, und im Randteil des Blattes. Die weiten Interzellulargänge werden stellenweise senkrecht oder schief zu ihren Längswänden von Querdiaphragmen durchsetzt. Diese sind abgesehen von den Stellen, an welchen in ihnen Quernerven verlaufen (was aber nur hier und dort der Fall ist), nur aus einer Zellschicht, und zwar aus flachen, polygonal-rundlichen Zellen zusammengesetzt, die in den Ecken kleine Interzellularräume zwischen sich nehmen (sog. „perforierte Querdiaphragmen“, Fig. 9). Die Zahl und die Verteilung der Luftgänge und damit in Verbindung die Verteilung der Mesophyllzellen und somit das ganze Querschnittsbild ist in verschiedener Höhe des Blattes eine ungleiche. An der Blattbasis zeigt der Querschnitt etwa folgendes: über und unter dem Leitbündel des Mittelnerven je ein großer Luftgang, rechts und links vom Mittelnerven vier Gänge übereinander; zwischen Mittelnerv und innerem Längsnerv weiterhin Abnahme der Gänge bis auf zwei übereinander; zwischen innerem und äußerem Längsnerv erst zwei Gänge übereinander, dann nur einzelne; Randpartie ohne weite Gänge, erst mit einschichtigem Mesophyll, dann nur mehr aus den beiden Epidermisplatten

und schließlich einschichtig. Weiter oben erkennt man schon die Abnahme der Interzellularräume und die Verschmälerung der Randpartie: über dem Leitbündel des Mittelnerven noch ein Gang, rechts und links von ihm zwei bis drei Gänge übereinander; weiterhin bis zum inneren Längsnerv je zwei Gänge übereinander; zwischen innerem und äußerem Längsnerv nur einzelne Gänge; schmale Randzone mit ein- bis zweischichtigem Mesophyll. Da, wo die Spreite am breitesten ist, finden sich die folgenden Verhältnisse: über dem Leitbündel des Mittelnerven ein größerer Gang oder dieser fehlend, rechts und links von ihm noch zwei Gänge übereinander; sodann bis zum äußeren Längsnerv nur einzelne Gänge, diese sukzessiv gegen den Blattrand zu, an Weite abnehmend; schmale Randpartie mit ein- bis zweischichtigem Mesophyll. Heben wir noch hervor, daß die Interzellulargänge sich nirgends direkt an die Epidermis anschließen, sondern unter der beiderseitigen Epidermis noch eine großzellige Mesophyllzellenschicht hypodermartig gelagert ist, weiter, daß die Wände, welche die Luftgänge voneinander trennen, nur eine Zelle dick sind, und schließlich, daß die Zellen der Längsscheidewände zwischen den in der Blattfläche nebeneinander liegenden Gängen kleiner sind, als die anderen Mesophyllzellen, namentlich die subepidermalen, so ist das Querschnittsbild für alle Fälle gegeben. Die Nervenleitbündel enthalten keine Tracheen. An Stelle derselben ist, besonders im Mittelnerv, ein größerer Interzellulargang zu sehen. Im unteren Teil des Blattes findet man, besonders im Mittelnerv, aber auch in den seitlichen Längsnerven, den Bastteil durch einen Komplex aus stärkerwandigen, jedoch weiterlumigen, faserartigen Zellen gestützt. Die Sekretzellen (Fig. 8 u. 10—13) sind bereits in der Literatur erwähnt, aber ganz ungenügend beschrieben. Müller (11, p. 41 u. Taf. 7. Fig. 18a und b) hat die braunen Idioblasten der Querdiaphragmen gesehen und abgebildet, Schenck (13, p. 46) spricht bei Beschreibung der Ausläufer von tanninführenden Schläuchen im Leitbündel und auch im Rindengewebe. Was die Sekretzellen vor allem auszeichnet und sie leicht erkennen läßt, das ist der im Herbarmaterial braungefärbte, sekretorische Inhalt. In der lebenden Pflanze ist das Sekret hell und stark lichtbrechend; Chloroplasten fehlen in der Sekretzelle. Beim Trocknen tritt durch Oxydation die braune oder auch rotbraune Färbung auf. Dieselbe Färbung wird sofort oder alsbald erzielt, wenn man die Schnitte vom lebenden Material Dämpfen von konzentrierter Salpetersäure aussetzt oder sie mit Javellescher Lauge behandelt. Bei längerer Einwirkung von Javellescher Lauge bleicht die braune Farbe erst in gelb ab und später tritt völlige Lösung des Sekretes ein. In Alkohol oder Kalilauge löst sich das helle Sekret nicht. Das Sekret enthält Gerbsäure; mit $FeCl_3$- oder $FeSO_4$-Lösung färbt es sich schwarz. Schwarzfärbung erfolgt auch sofort bei Einwirkung von Osmiumsäure. Schließlich ist noch eine wichtige Reaktion zu erwähnen, die das helle Sekret der sämtlichen, verschieden gestalteten Sekretzellen gibt, die Lindtsche Reaktion[1]) mit Vanillinsalzsäure. Mit

[1]) „Myriophyllin“ schlechthin, aber ohne Bezeichung des näheren Ortes, hat schon Schilling (18, p. 334) für *Vallisneria spiralis* angegeben.

diesem Reagens tritt nach kurzer Zeit eine schöne blutrote Färbung des Sekretes auf; diese erhält sich im großen und ganzen selbst nach vielstündigem Liegen der Präparate. Mit konzentrierter Salzsäure allein färbt sich der Inhalt nur gelblich bis gelbbraun und

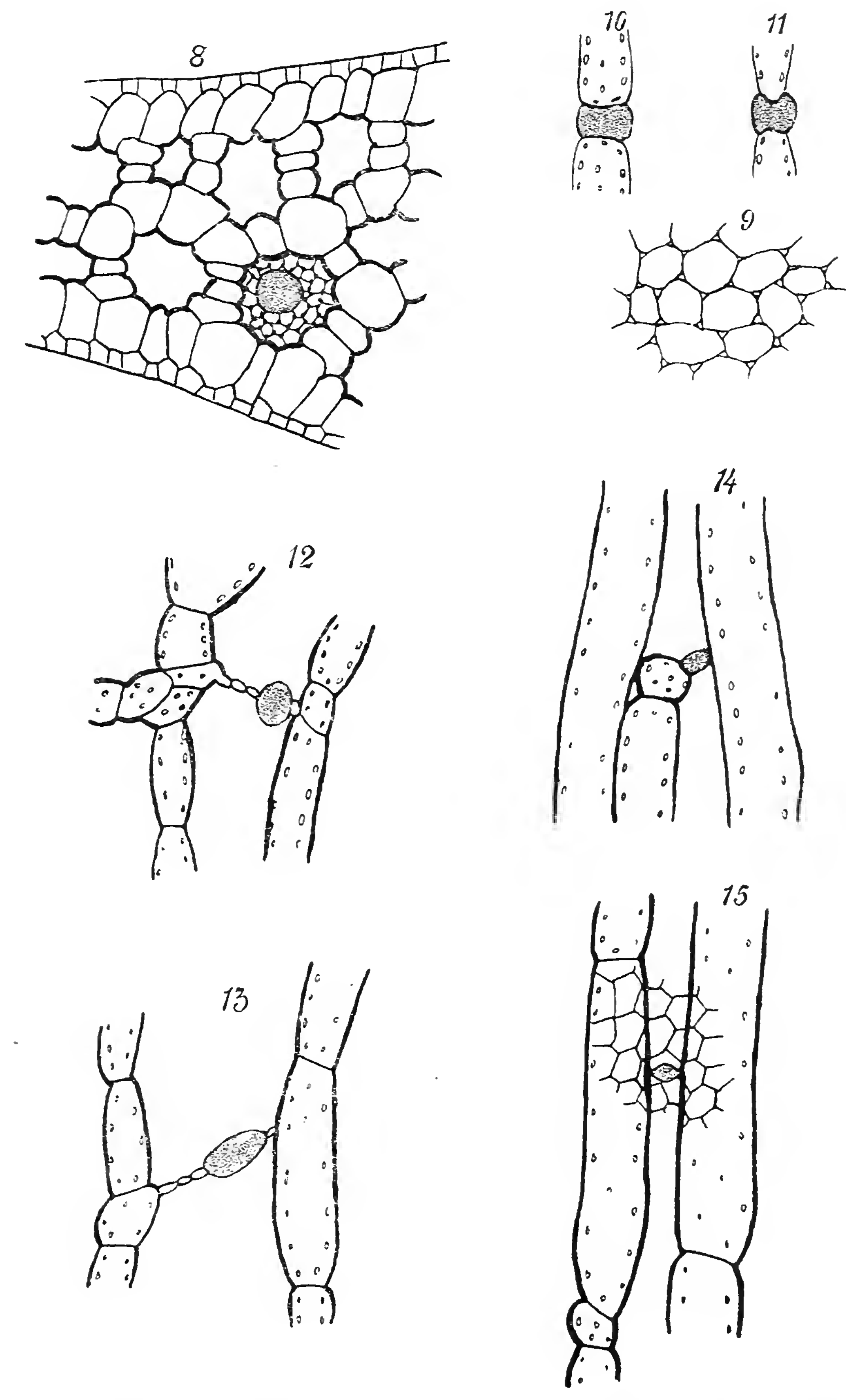



Fig. 8—15. *Vallisneria spiralis*: Fig. 8. Blattquerschnitt in Nähe des Mittelnerven. Fig. 9. Zellen des Querdiaphragmas. Fig. 10—11. Sekretzellen in Mesophyllzellreihen. Fig. 12—13. Sekretzellen der Diaphragmen. Fig. 14—15. *V. alternifolia*: Sekretzellen der Diaphragmen im oberen Teil des Blattes. (Fig. 9 $^{340}/_{1}$. sonst $^{80}/_{1}$.)

ist in den Idioblasten homogen, in den anderen Sekretzellen krumös. In morphologischer Hinsicht lassen sich drei Formen von Sekretzellen aufstellen; zunächst typische Idioblasten. Diese finden sich

vornehmlich in den Querdiaphragmen (Fig. 8 u. 12—13), meist einzeln, mitunter auch zu zwei oder drei. In den dickeren Diaphragmen sind sie auf den einschichtigen Rand beschränkt. Sie sind mitunter fast kugelig; doch viel häufiger haben sie die Form einer in senkrechter Richtung zum Diaphragma zusammengedrückten Kugel bis fast linsenförmige Gestalt. Ihr Durchmesser (in der Ebene des Diaphragmas gemessen) beträgt 42—60 $\mu$. Sie springen mit ihren mehr oder weniger stark konvexen Wänden in die Lufträume vor. Bemerkenswert ist auch, daß sie da, wo sie einzeln vorkommen, gewöhnlich nicht in der Mitte des Diaphragmas liegen, sondern seinem Rand genähert sind. Die Sekretzellen des Mesophylls, welche namentlich der subepidermalen Zellschicht angehören und auch in der äußersten Randpartie des Blattes vorkommen, haben gewöhnlich keine besondere Gestalt; auf Flächenschnitten sind sie vierseitig und gestreckt, wie die grünen Mesophyllzellen, nur in der Regel nicht unerheblich kleiner; seltener sind sie rundlich. Gestreckte oder kurze idioblastenartige Sekretzellen (Fig. 10—11) sind außerdem nicht allzu häufig in den Scheidewänden angrenzender Luftgänge. Langgestreckte, bis 360 $\mu$ lange und schmale Sekretschläuche kommen endlich in den Leitbündeln der Nerven vor. Die Blätter von *Vallisneria sp.* enthalten auch Schleim, wie sich beim Einlegen frischer, wie getrockneter Blattstücke in Tuschlösung zeigt; auch beim Brechen der frischen Blätter ist der fadenziehende Schleim zu sehen. Seine Provenienz habe ich nicht festgestellt. Kristalle habe ich nicht gesehen. Die Achselschüppchen sind nach Schilling (18) zweizellschichtige, längliche Gebilde, welche Schleim sezernieren. Ihre Zahl (bis sechs) und Stellung zeigt nach Müller (11, p. 43) keine Konstanz.

Zu *Vallisneria*, aber zu dem besonderen Subgenus *Nechamandra* (bei Planchon als Genus) zählen mit Recht Ascherson und Gräbner in den Natürlichen Pflanzenfamilien (l. c., p. 251), gegenüber den englischen Systematikern, die *Vallisneria alternifolia* Roxb. (Syn.: *Nechamandra Roxburghii* Planch., *Lagarosiphon Roxburghii* Benth. et Hook.), welche sich von *V. spiralis* schon durch die „an *Potamogeton crispus* erinnernde Tracht“ des Sproßsystems mit kürzeren grasartigen Blättern unterscheidet.[1]) Durch das Vorkommen der braunen Idioblasten in den Querdiaphragmen der Luftgänge paßt sie auch in anatomischer Hinsicht vorzüglich in den Gattungskreis von *Vallisneria*.

Das Blatt von *V. alternifolia* wird der Länge nach von 3—5 Nerven und vielen Luftgängen durchzogen. Sein Rand ist schwach gesägt. Die beiderseitige Epidermis zeigt in der Flächen-

---

[1]) In den Herbarien finden sich unter *V. alternifolia* zuweilen Pflanzen, die auf anatomischem Weg sofort durch die nahe dem Blattrand gelegenen Sklerenchymfaserbündel des inneren Blattgewebes und die epidermalen Sekretzellen als falsch bestimmt und zu *Blyxa* gehörig erkannt werden können. So ist es z. B. mit der im Herb. Horti bot. Petropolit. unter *Nechamandra* ausgegebenen Pflanze von Maximowicz (Iter sec., Jokohama, 1862, H. M.) und zum Teil mit dem unter Griffith n. 6039 verteilten Material des Herb. of the late East India Company.

ansicht isodiametrisch-polygonale Zellen in ziemlich deutlichen Längsreihen. Nur über den Nerven und am Blattrand, sowie auch an der Blattbasis sind die Zellen stärker gestreckt. Stomata fehlen. Die Randzähne werden von kurzen, spitzen, einzelligen Haaren und den benachbarten Zellen gebildet. Das Mesophyll ist großzellig und besteht aus breit zylindrischen Zellen, die in der Richtung der Blattlängsachse kurz bis außerordentlich langgestreckt (Längsdurchmesser bis 1275 μ bei 105 μ Breitendurchmesser) und dabei in Zellreihen, bezw. in eine Zelle breite Zellstreifen angeordnet sind; zwischen den Zellreihen, bezw. -streifen verlaufen breitere oder schmälere Interzellulargänge; nur am Blattrand trifft man Zelle an Zelle auch in der Breitenrichtung des Blattes aneinander gelagert. Über und unter den Luftgängen schließt sich direkt die beiderseitige Epidermis an. Die Luftgänge sind im unteren Teil des Blattes weiter, im oberen oft sehr schmal, und mit ähnlichen Querdiaphragmen versehen, wie bei *V. spiralis*. Die einschichtigen Diaphragmen sind perforiert, ihre Zellen flach- und kurzarmig-sternförmig. Die Sekretzellen (Fig. 14—15)[1]) haben einen braunen Inhalt. Sie finden sich vorzugsweise in den Querdiaphragmen. Nur vereinzelt traf ich eine kugelige oder anders gestaltete Sekretzelle eingeschaltet in den Mesophyllstreifen. In den Diaphragmen sind die Sekretzellen kugelig oder linsenförmig, zuweilen auch unregelmäßig gestaltet; mit ihren gewölbten Flächen ragen sie meist in die Interzellularräume hinein. Sie kommen zu 2—3 in demselben Diaphragma vor oder sie bilden einzeln mit wenigen anderen Zellen oder schließlich, im oberen Teil des Blattes, allein das Diaphragma. Die Nerven enthalten keine Tracheen und keine Faserzellen. Ebenso fehlen selbständige, d. h. vom Leitbündel unabhängige Faserzellengruppen (im Gegensatz zu bestimmten *Lagarosiphon*-Arten). Winzige kleine nadelförmige und anders gestaltete Kristalle, die nach den Reaktionen aus oxalsaurem Kalk bestehen, fand ich reichlich bei einigen Blättern in der Epidermis.

Untersuchungsmaterial: *V. spiralis* L., pl. v. Hort. E. u. pl. s Herb. E. — *V. alternifolia* Roxb.: Frankenbar, Herb. Schreber.; Griffith n. 6039 partim, Birma and Malay Peninsula: Material des Herb. Schwaegrichen; alle aus H. M.

Literatur: 1. Chatin, p. 18—24 u. pl. IV—V; 2. Chatin, p. 17—21. pl. VII—VIII; 8. Falkenberg, p. 27—30 u. Taf. II, Fig. 11; 11. J. Fr. Müller, p. 31—70 u. Taf. 6—9; 13. Schenck, p. 22, Taf. IV, Fig. 20a—c, p. 46, Taf. VIII, Fig. 45 u. p. 62, Taf. X, Fig. 83; 18. Schilling, p. 333—335 u. Fig. 1 auf p. 334; 22. Kirchner, Löw u. Schroeter, p. 688—696.

## 6. Blyxa.

Die Blattstruktur dieser Gattung konnte nicht in dem wünschenswerten Maße untersucht werden, da mein Material sich unzulänglich erwies. Die Blätter von *Blyxa* sind bekanntlich grasblattartig lineal und werden vom Mittelnerv und einem oder mehreren

[1]) Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen, II, 2. 1893, p. 33) spricht von einem massenhaften Vorkommen von „Schleimzellen“ im Innern des Gewebes.

Paaren seitlicher Längsnerven durchzogen. Für die Gattungscharakteristik sind folgende anatomische Merkmale anzuführen: Die Anordnung der Epidermiszellen in Längsreihen, das Vorkommen von weiten Luftgängen, die parallel zu den Nerven verlaufen und Querdiaphragmen haben, die Zusammensetzung des Mesophylls aus zylindrischen, in der Längsrichtung des Blattes gestreckten Zellen, welche die nur eine Zelle breiten Längsscheidewände zwischen den benachbarten Luftgängen bilden, das Fehlen der Spaltöffnungen und Nerventracheen, das Auftreten von Randfaserbündeln, die dem inneren Blattgewebe angehören und eine schmale „Randzone“ von einem sehr breiten „Mittelfeld“ der Blattspreite abgrenzen, und schließlich epidermale Sekretzellen mit harzigem, farblosem Inhalt.

Die Blattepidermis zeigt in der Flächenansicht die Zellen in Längsreihen, parallel zu den Nerven, und bald mehr oder weniger gestreckt, bald fast isodiametrisch-polygonal. In wieweit diese Verhältnisse für die Art konstant sind, konnte nicht festgestellt werden, da hierzu das Blatt in seiner ganzen Länge hätte untersucht werden müssen. Bei *Bl. radicans* fand ich im Mittelfeld die Zellen oberseits wenig gestreckt und vierseitig bis polygonal bei einem Breitendurchmesser von 36—50 $\mu$, unterseits stärker gestreckt und schmal (18—24 $\mu$), bei *Bl. octandra* die beiderseitigen Epidermiszellen vierseitig, mehr oder weniger gestreckt und in der Breite wenig voneinander verschieden, beim Frankenbarschen Material ziemlich isodiametrisch-polygonal etc. Die oben erwähnte Randzone des Blattes wird nur von den beiden Epidermisplatten und der mehr oder weniger hervortretenden Blattkantenzellenreihe gebildet. Einzelne Zellen der letzteren sind bei allen Materialien, außer der glatt-blattrandigen *Bl. radicans*, zu verschieden stark entwickelten spitzen Haaren ausgewachsen, welche mit Zellen derselben Zellreihe und zuweilen auch benachbarten zusammen die feine Sägezähnelung des Randes verursachen. Das Mesophyll ist nur in dem breiten, die äußersten Längsnerven noch einschließenden Mittelfeld entwickelt, zwischen den von grundgewebeartigem Parenchym umhüllten Leitbündeln der Nerven. Es wird in der Richtung der Nerven von Interzellulargängen durchzogen. Seine Zellen sind zylindrisch, in der Längsrichtung des Blattes gestreckt und bilden die nur eine Zelle breiten Längswände zwischen den in der Blattfläche nebeneinander liegenden Luftgängen. Über und unter diesen scheint nach dem Befund bei *Bl. octandra* direkt die Epidermis zu liegen. Die Diaphragmen bestehen bei *Bl. octandra* aus schwach sternförmigen, kurz- und flacharmigen Zellen, sind also perforiert. Das Mittelfeld ist in den beiden Hälften der Spreite gegen die schmale, nur drei bis acht Zellreihen breite Randzone durch ein Randfaserbündel (Fig. 16) abgegrenzt, das dem inneren Blattgewebe angehört und meist von einer größeren Zahl dickwandiger und englumiger Faserzellen gebildet wird. Bei *Bl. radicans* liegen diesen Randfaserbündeln auf der der Mittelrippe zugekehrten Seite die beiden einzigen seitlichen Längsnerven direkt an, während sonst nicht immer Leitbündelstränge an die Randfaserbündel herantreten. Die Zahl der seitlichen Längsnerven beträgt in den anderen Materialien zwei bis drei Paare.

Die Leitbündel der sämtlichen Nerven sind in allen Materialien an ihrer Unterseite von Hartbastfasern begleitet. Bei *Bl. radicans* findet sich im Mittelnerven ein einziges Bastfaserbündel, bei *Bl. octandra* deren zwei in seitlicher Lagerung. Tracheen fehlen. Das bemerkenswerteste anatomische Merkmal bilden die Sekretzellen (Fig. 16—17), welche nur in der Epidermis vorkommen. Sie enthalten ein farbloses, harziges Sekret, das sich mit Jodjodkalium gelb färbt, mit Osmiumsäure bräunt und in Alkohol gewöhnlich rasch löst. In der Flächenansicht erscheinen die Sekretzellen entweder elliptisch und in gleicher Richtung, wie die anderen Epidermiszellen gestreckt, von diesen nur wenig verschieden, oder aber kreisrund und dabei oft klein, im zweiten Fall also als deutliche Idioblasten. Die kreisrunden Idioblasten sind häufig dadurch ausgezeichnet, daß sie in gerade umgekehrter Weise, wie sonst Sekretzellen, mit

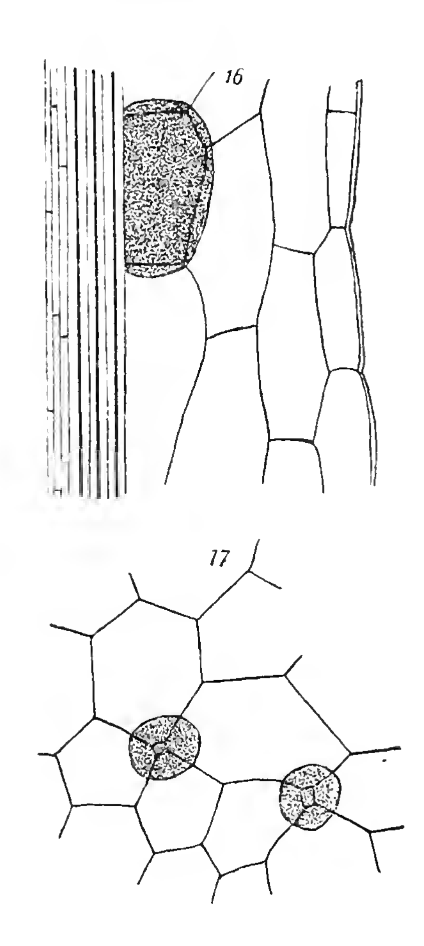



Fig. 16. Blattrand von *Bl. radicans* mit dem innern Faserbündel u. einer Sekretzelle.
Fig. 17. Blattepidermis von *Bl. sp.* (Frankenbar) mit Sekretzellen. — ($^{250}/_{1}$).

einer größeren vorgewölbten Fläche an der Bildung der Blattoberfläche teilnehmen, während sie sich gegen das innere Blattgewebe zu keilförmig verschmälern (Fig. 17). Die Sekretzellen liegen meist einzeln, zuweilen (Randzone von *Bl. octandra*) zu zwei hinter- oder nebeneinander. Das Vorkommen von Sekretzellen ist mitunter auf die beiderseitige Epidermis der Randzone beschränkt. In anderen Fällen trifft man sie auch im Mittelfeld an, dort über dem Mittelnerv oder auch vereinzelt oder zahlreich zwischen den Nerven. Bei *Bl. radicans* sah ich elliptische und runde Sekretzellen nur in der Randzone, — bei *Bl. octandra* elliptische und runde, bei *Bl. Griffithii* und dem Material von Hooker f. und Thomson (partim) runde Sekretzellen in der Randzone und im Mittelnerv, wozu noch bei den zuerst genannten zwei Arten einzelne Sekretzellen im Mittel-

feld selbst kommen, — beim Material von Frankenbar runde Sekretzellen im Blattrand und reichlich im Mittelfeld (dort auch beiderseits). Die Zahl der Sekretzellen ist meist nicht spärlich. Daß sie aber zuweilen sehr beträchtlich an Menge zurücktreten können, zeigte mir die fruktifizierende Pflanze des Materials von Hooker f. und Thomson, welche nach der Samenbeschaffenheit zu *Bl. echinosperma* (Clarke) Hook. f. et Th. gehört, an deren Präparaten ich nur einmal in der Randzone eine Sekretzelle sah.

Untersuchungsmaterial: *Bl. Griffithii* Planch., Wallich, India or., exempl. sinistr., H. M. — *Bl. octandra* Planch., Hildebrandt n. 2805, Madagascar, H. M. — *Bl. radicans* Ridley, Baum n, 827, Kunene-Sambesi-Expedit., H. M. — *Bl. sp.*, Frankenbar, H. M. — *Bl. sp.*, Hooker f. et Thomson, Bengal, H. M.

## 7. Enalus.

Die monotypische Gattung besitzt bandförmige Blätter vom Vallisneriatypus. Dieselben werden der Länge nach von vielen (etwa bis 20), nach oben an Zahl abnehmenden und wenig hervortretenden Nerven und vielen Luftkanälen durchzogen. Der Blattrand zeigt bis zur Basis herab feine eigentümliche Unebenheiten, die eine Zähnelung verursachen. Wie schon Sauvageau (16) angab, der auch die Anatomie dieses Seegrases näher untersuchte, sieht man an der Basis der Pflanze Blattreste in Form von 30 cm und mehr langen, nach oben feiner werdenden fadenförmigen Gebilden, die im wesentlichen aus dem Hartbastbündel des Blattmittelnerven bestehen und an ihrem Grund noch in den Blattscheideresten eingebettet sind; sie sind für *Enalus* außerordentlich charakteristisch. Von wichtigen anatomischen Kennzeichen sind zunächst kurz die folgenden aufzuzählen: Die Anordnung der relativ kleinen Epidermiszellen in Längsreihen, das Fehlen der Spaltöffnungen, das Vorkommen zahlreicher, auf dem Blattquerschnitt in einer Reihe angeordneter weiter Luftgänge, das großzellige und dabei meist ziemlich kurzzellige Mesophyll, welches beiderseits eine subepidermale Zellschicht, das Grundgewebe der Nerven und die nur eine Zelle breiten Scheidewände zwischen je zwei benachbarten Luftgängen zusammensetzt, das Fehlen typischer Tracheen und das Vorkommen von Sklerenchymfasergruppen in Begleitung der Nervenleitbündel, dann ganz besonders auch das Nebeneinandervorkommen von kleineren Leitbündelsträngen, von denen die einen mehr der oberen Epidermis, die anderen mehr der unteren genähert, und die oberen mit Rücksicht auf die Lagerung der Sklerenchymfasergruppen (Hartbast) als verkehrt orientiert (d. h. mit dem Bastteil nach oben gerichtet) anzusehen sind, weiter das Auftreten von sehr kurzen bis sehr langgestreckten, im Herbarmaterial mit rotbraunem Inhalt erfüllten Sekretzellen, und schließlich auch die reichliche Ausscheidung von Kalkoxalatnädelchen in der beiderseitigen Epidermis.

Ein Blattquerschnitt durch den oberen Teil der Spreite, nicht allzu nahe der Blattspitze, zeigt etwa folgendes Bild: Unter der gleichbeschaffenen Epidermis der Ober- und Unterseite im all-

gemeinen je eine Lage des großzelligen Mesophylls; dann in der Mitte des Querschnittes eine einzige Reihe zahlreicher weiter querdurchschnittener Luftgänge, diese voneinander geschieden durch die nur eine Zelle breiten und 1 bis 2 Zellen hohen Längsscheidewände oder aber durch Nerven mit reichlicherer, meist auch kleinerzelliger Entwicklung des Mesophylls in Umgebung der Leitbündel; 3 Leitbündel, das des Mittelnerven und die der zwei dem Blattrand genäherten Nerven stärker entwickelt und etwa in der Mittelebene des Blattes, auch mit kräftigen Hartbastsicheln, die Leitbündel der übrigen Längsnerven schwächer, gewöhnlich, doch nicht ganz regelmäßig, abwechselnd entweder mehr der Oberseite oder mehr der Unterseite genähert und stets über einer Scheidewand von zwei benachbarten Luftgängen (womit allerdings nicht gesagt sein soll, daß sich oberhalb oder unterhalb jeder Scheidewand ein Leitbündel befindet), sohin annähernd in zwei Reihen auf dem Blattquerschnitt, dabei in der oberen Reihe mit dem Hartbast nach oben (verkehrt), in der unteren nach unten (normal orientiert). Im Anschluß daran mag nach Sauvageau (16, siehe auch 24, Cunnington bezüglich der Struktur des Blattgrundes) gleich angeführt sein, daß das Querschnittsbild in den verschiedenen Niveaux der Spreite sich etwas verschieden verhält. An der Basis der Blattscheide zeigt der Querschnitt unterseits ein dichtes, drei- bis fünfschichtiges Mesophyll, diesem die ausschließlich normal orientierten Leitbündel eingelagert, von denen das des Mittelnerven mit einem besonders kräftigen Bastfaserkomplex versehen ist, — und darüber die einzige Reihe querdurchschnittener Luftgänge, diese voneinander getrennt durch Scheidewände, die nur eine Zelle breit sind und senkrecht zur oberseitigen Epidermis oder einer subepidermalen Zellage verlaufen. An der Spitze der Blattscheide haben die Leitbündel noch dieselbe dorsale Lagerung und durchweg noch die normale Orientierung; aber das Mesophyll ist über den Luftgängen ober- wie unterseits auf die subepidermale Zellschicht beschränkt, natürlich abgesehen von den Stellen, an welchen die Leitbündel verlaufen. An der Spitze der Blattspreite, genauer etwa 1 cm unter derselben, trifft man eine Abnahme in der Zahl der Leitbündel und die Leitbündel sozusagen nur in einer Reihe auf dem Querschnitt an, doch auch noch verkehrt orientierte.

Die Epidermiszellen der beiden Blattseiten haben annähernd dieselbe Struktur. Sie sind in der Fläche vierseitig, in Längsreihen angeordnet und wenig gestreckt. Die nur mit einer dünnen Kutikula versehenen Außenwände sind dick und dringen mit keilförmig sich verschmälernden Leisten gegen die Seitenwände vor, so daß die gesamten Seitenränder dick erscheinen. In jeder Epidermiszelle findet sich eine größere Zahl von feinen nadelförmigen, zum Teil doppeltbrechenden Kristallen, die nach den chemischen Reaktionen aus Kalkoxalat bestehen. Stomata fehlen. Das Mesophyll ist großzellig. Seine Zellen sind in Richtung der Blattlängsachse als kurz, nämlich nie stark und mitunter nicht gestreckt zu bezeichnen und stets, auch in der hypodermalen Schicht, in Längsreihen angeordnet. Die weiten Interzellulargänge sind

bisweilen, wie bei anderen Wasser- und auch Landpflanzen (siehe Schenck, in den Berichten der deutschen bot. Gesellschaft, III, 1885, p. 217–225 u. Taf. XIV) mit einer eigentümlichen hautartigen und kutikulaähnlichen Membran ausgekleidet, über deren Reaktionen weiter unten berichtet wird. Ihre Querdiaphragmen bestehen, soweit sie einschichtig sind, aus zusammengedrückt-rundlichen Zellen, die kleine dreieckige Interzellularräume zwischen sich nehmen. Über die Struktur der Nervenleitbündel ist zu den obigen Ausführungen zunächst noch hinzuzufügen, daß die verkehrte Orientierung der Leitbündel der oberen Reihe (mit Bastteil nach oben und Holzteil nach unten) schon von Magnus (6) und Sauvageau (16) hervorgehoben wurde. Die verschiedene

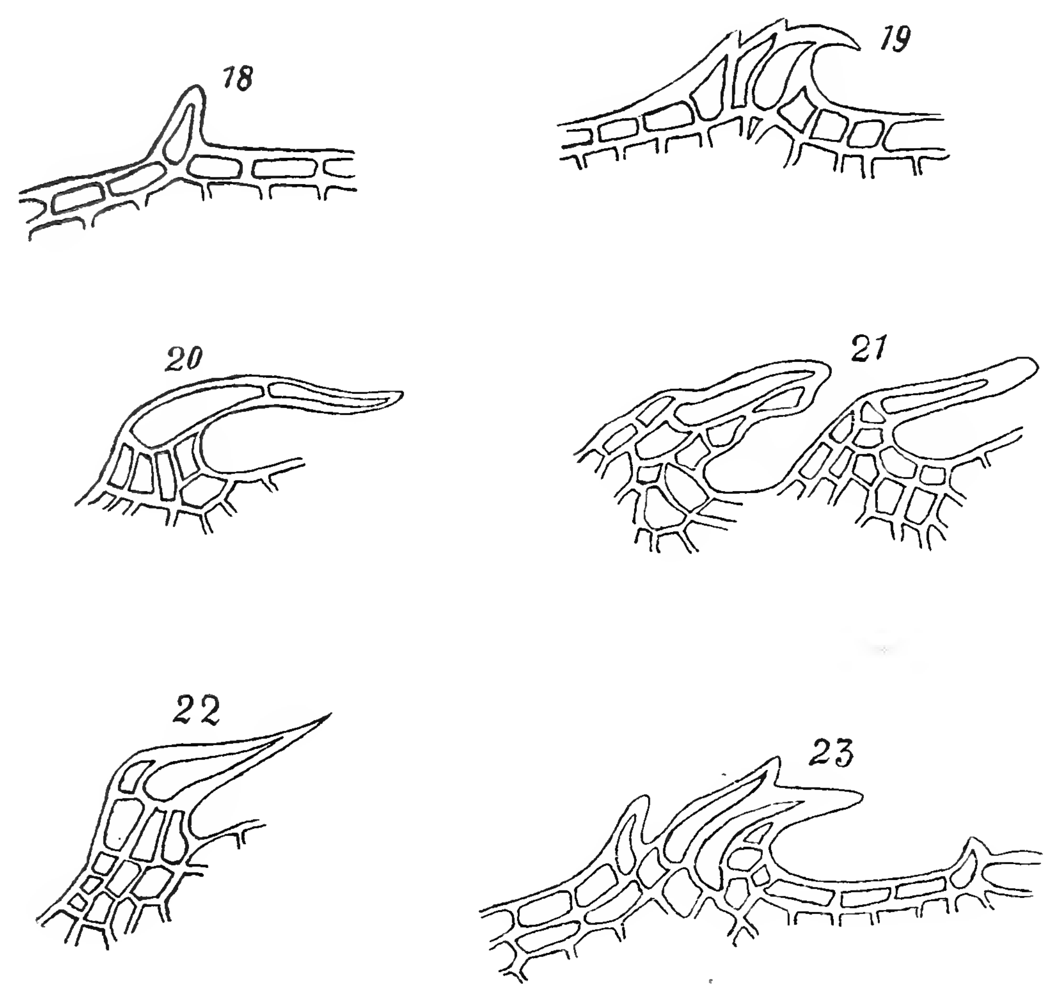



Fig. 18—23. Unebenheiten des Blattrandes von *Enalus* ($^{80}/_{1}$).

Orientierung des Bastteiles in den beiden Reihen der Gefäßbündel läßt sich im wesentlichen daraus folgern, daß fast alle diese Leitbündel bis auf einige schwache und meist der Blattoberseite genäherte, von einem mehr oder weniger stark entwickelten Sklerenchymfaserbogen oder einer größeren oder kleineren Sklerenchymfasergruppe, die den Bastteil markieren, nur auf der einen Seite begleitet sind, auf der unteren bei den normal orientierten der unteren Reihe oder auf der oberen bei den verkehrt orientierten der oberen Reihe. In den Längsnerven habe ich keine Tracheen nachweisen können; dagegen solche mit unvollkommener und vollkommener ringförmiger Verdickung in den Leitbündeln der Diaphragmen. Cunnington (24, p. 360) erwähnt „spiral or reticulate vessels“ für größere und kleinere Leitbündel. Der Blattrand zeigt in seiner ganzen Länge verschieden gestaltete zahnartige Unebenheiten (Fig. 18—23), an

deren Bildung eine oder mehrere haarartig ausgebildete Zellen der Blattkantenzellenreihe und benachbarte Zellen beteiligt sind und deren mannigfache Struktur die Figuren viel besser zeigen als eine ausführliche Beschreibung. Die komplizierteren Formen derselben zeigen eine Annäherung an die Blattrandgebilde, welche Magnus für *Thalassia* und die Potamogetonacee *Cymodocea* unter dem treffenden Namen „Flossenzähne" beschrieben hat. Die Sekretzellen, welche auch schon Magnus erwähnt hat, machen sich am getrockneten Blatt im durchfallenden Licht als braune Punkte oder bis 4—5 mm lange braune Linien bemerkbar. Der Form nach lassen sich zunächst schlauchförmige Sekretzellen unterscheiden, die mäßig gestreckt bis sehr lang sind; die längsten erreichten in meinen Präparaten 3 $^1/_2$ mm, wobei nur das eine Ende zu sehen war. Dieselben verlaufen über oder unter den Längsscheidewänden oder

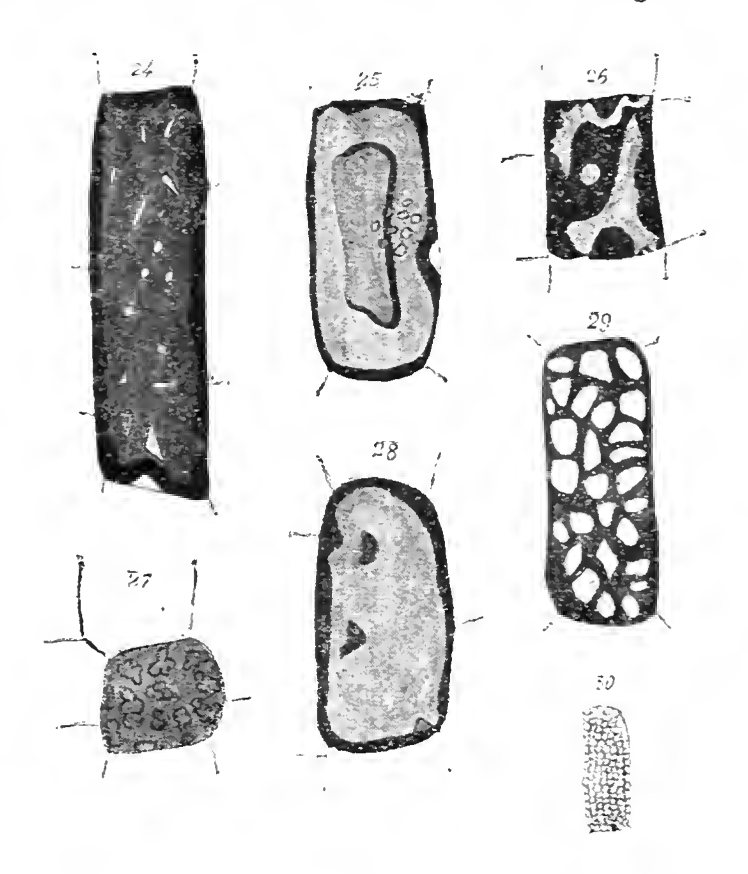


Fig. 24—30. Sekretzellen von *Posidonia Caulini* ($^{200}/_1$).

beiderseits in den Nerven und gehören der subepidermalen Zellschicht an. Schlauchförmig gestreckte Sekretzellen finden sich außerdem in dem Leitbündelgewebe. Breitere, kurze oder doch nie länger gestreckte Sekretzellen trifft man in der subepidermalen Zellschicht, dort beiderseits über den Längsscheidewänden und seltener auch über den Luftgängen, dann aber auch im Innengewebe des Blattes, nämlich im Begleitparenchym der Nerven und in den Längsscheidewänden, an. Hin und wieder beobachtet man das braune Sekret auch in gewöhnlichen Epidermiszellen. Das Sekret ist gerbsäurehaltig. Nach längerer Einwirkung von $FeSO_4$- oder $FeCl_3$-Lösung färbt es sich schwärzlich, während in den Epidermiszellen sofort schwärzliche Färbung auftritt. Mit Javelle-scher Lauge wird es allmählich entfärbt, erst gelblich, dann farblos; die farblose Grundsubstanz quillt mit Wasser auf und löst sich. Daß diese Grundsubstanz in Wasser löslich ist, ist schön zu sehen,

wenn man nicht ganz entfärbt und Wasser zusetzt. An dieser Stelle ist noch beizufügen, daß die oben erwähnte braune hautartige Auskleidung der Interzellularen dasselbe Verhalten mit Javellescher Lauge und Wasser zeigt. Die von Cunnington beschriebenen Achselschüppchen treten in großer Zahl (10—12) an der Blattbasis auf, sind vielschichtig (24, Fig. 5) und schließen im Innengewebe auch einzelne Sekretzellen ein.

Ich komme an dieser Stelle noch auf den Inhalt der ähnlich beschaffenen Sekretzellen eines anderen Seegrases, der *Posidonia Caulini* Koen. (Potamogetonac.), zu sprechen, weil mir von diesem nicht nur getrocknetes Material, sondern auch lebendes, durch die zoologische Station von Neapel, zur Hand war und ich da feststellen konnte, daß das „braune“ Sekret ursprünglich hell ist und das frische und helle die Lindtsche Reaktion gibt. *Posidonia* besitzt nach Sauvageau (Feuilles des Monocotylédones aquatiques, in Ann. sc. nat., Sér. 7, T. XIII, 1891, p. 159, 212, 245 sqq. u. p. 294) gleich den Gattungen *Ruppia*, *Cymodocea* und *Halodule* aus derselben Familie Sekretzellen mit einem fast immer „braun orangefarbenen“, selten (*Cymodocea* z. T.) farblosen Inhalt. Die Sekretzellen der *P. Caulini* gehören zum größten Teil dem Mesophyll an und sind von den gewöhnlichen Mesophyllzellen wenig, nur zuweilen durch eine stärkere Streckung verschieden. Sie finden sich aber auch in den Leitbündeln. Das Sekret ist in den intakten Teilen des lebenden Blattes hell, ungefärbt, so daß es nicht leicht ist, auf Flächenschnitten die übrigens chlorophyllosen Sekretzellen aus den chlorophyllführenden Nachbarzellen herauszufinden. Das helle Sekret gibt die folgenden Reaktionen. Mit Javellescher Lauge wird es rasch rotbraun, ebenso braun oder gelbbraun mit Salpetersäuredämpfen. Ein junges frisches Blatt, Salpetersäuredämpfen ausgesetzt, läßt nach kurzer Zeit die ganze Fläche im durchfallenden Licht braun punktiert oder kurzgestrichelt erkennen. Mit Eisenchloridlösung wird das Sekret krumös und schwarz. In Alkohol und Äther ist es nicht löslich und erscheint homogen und etwas gelbbraun. Mit Vanillinsalzsäure tritt eine schöne purpurrote Färbung auf. Dabei ist das Sekret in einzelnen Zellen mehr kompakt und heller gefärbt, in anderen krumös und dunkler. In den getrockneten Materialien ist das Sekret tiefbraun bis gelbbraun gefärbt, tiefbraun insbesonders an den Blattspitzen. Dabei zeigt dasselbe mitunter ganz besondere Ausscheidungsformen (Fig. 24—30). Nicht selten tritt es in Form einer schlauchartigen, der Zellwand angedrückten und ziemlich dicken Membran entgegen. Diese ist entweder glatt oder von wenigen runden oder von zahlreichen verschieden gestalteten kleineren oder größeren tüpfelähnlichen Löchern oder wirklich tüpfelartigen Stellen unterbrochen, so daß sie wie eine spärlich oder reichlich getüpfelte oder netzartig verdickte Wand aussieht. In anderen Zellen sind der Sekrethaut nach innen zu kleine bis große warzige Sekrettuberanzen in kleiner oder großer Zahl aufgelagert, oder es liegen diese direkt der Zellwand auf. Andere Zellen erscheinen wie erfüllt mit einer festgewordenen schwammig-vakuoligen Masse.[1]) Diese Strukturen traf ich auch im lebenden Material an den schon schwärzlich gewordenen Blattspitzen, dort neben Sekretzellen mit hellem Inhalt an. Die Sekrethaut, die Warzen u. s. w. waren hier noch hell, nicht braun gefärbt, und gaben mit Vanillinsalzsäure typische Lindtsche Reaktion. Bemerkenswert ist,

[1]) Ähnliches hat Schilling (18, p. 304 u. Fig. 3) in den Köpfchenhaaren von *Euryale ferox* (Nymphaeac.) beobachtet.

daß die erwähnten Strukturen durch Einwirkung von Jodjodkalium auf das frische Sekret unter Gelbbraunfärbung hervorgerufen werden. Die braungefärbten Sekretmassen, Sekrethäute u. s. w. werden bei langer Einwirkung der Javelleschen Lauge erst hellgelb und schließlich gelöst.

Untersuchungsmaterial: *E. Koenigii* Rich., Zollinger n. 3427, Celebes, H. E.

Literatur: 2. Chatin, p. 15—16 u. pl. VI; 6. Magnus, p. 87; 15. Ascherson u. Gürke, p. 241; 16. Sauvageau, p. 269—275; 24. Cunnington, p. 355—371 u. pl. 36.

## 8. Thalassia.

Wie *Enalus*, besitzt auch dieses marine Genus riemenförmige Blätter, die von mehreren Längsnerven durchzogen sind. Die Zahl der Quernerven ist hier eine so große, daß die Blattfläche in zahlreiche längliche Vierecke gefeldert ist. Die Blattanatomie ist schon durch die Untersuchungen von Magnus (6) und Sauvageau (16) ziemlich gut bekannt. Für die anatomische Diagnostik sind die folgenden Merkmale von Wichtigkeit: Die beiderseits kleinzellige Epidermis, deren Zellen in der Flächenansicht ziemlich isodiametrisch sind und abgerundete Lumina zeigen, das großzellige, aus kurzen Zellen zusammengesetzte und in der Längsrichtung des Blattes von einer Reihe weiter Interzellulargänge durchzogene Mesophyll, wobei nur eine Zelle breite Scheidewände die benachbarten Gänge trennen, das Fehlen von Spaltöffnungen und typischen Tracheen, das Vorkommen von subepidermalen Sklerenchymfaserbündeln, welche den Leitbündeln der Längsnerven entsprechend gelagert sind, auf beiden Blattseiten, sowie von Randfaserbündeln, dann mit braunem Inhalt erfüllte, meist schlauchförmig gestreckte Sekretzellen im Mesophyll oder auch Leitbündelgewebe, schließlich kleine Kalkoxalatkristalle, insbesondere in der Blattepidermis, und die eigentümlichen „Flossenzähne" des Blattrandes in der Nähe der Blattspitze.

Die Epidermis von Blattober- und Unterseite hat die gleiche Struktur. Sie besteht aus kleinen, in der Flächenansicht annähernd vierseitigen und isodiametrischen, in Längsreihen angeordneten Zellen mit ziemlich starken Außen- und Seitenwänden. Ihr Lumen erscheint in der Flächenansicht durch ungleichmäßige Verdickung abgerundet. Sie enthält bei beiden Arten Kalkoxalat. Bei *Th. Hemprichii* findet sich in jeder Zelle ein Haufen kleiner hendyoëdrischer oder andersgestalteter doppeltbrechender Kristalle, bei *Th. testudinum* zumeist kleinere, oft sandartige Kristallkörper; die zweite Art enthält größere, meist stabförmige, anscheinend dem quadratischen System zugehörige Kristalle in der hypodermalen Zellschicht. Das Mesophyll ist großzellig und je nach der Stelle am Blatt 2 bis 7 Zellen dick. Unter den beiden Epidermisplatten zeigt der Querschnitt je eine großzellige hypodermartige Mesophyllzellenlage, zwischen diesen beiden eine Reihe von Interzellulargängen, die an Weite gegen den Blattrand zu abnehmen und entweder durch das Gewebe der Nerven (Leitbündel mit dem dieselben

umschließenden Mesophyllgewebe) oder durch die nur eine Zelle breiten und bis 4 Zellen hohen Längsscheidewände voneinander getrennt sind. Die inneren Mesophyllzellen zeigen gewöhnlich einen kleineren Querschnitt als die subepidermalen. Bei *Th. Hemprichii* beobachtete ich zuweilen ähnliche hautartige Auskleidungen der Luftgänge wie bei *Enalus*. Die Querdiaphragmen sind in den einschichtigen Teilen aus rundlichen Zellen zusammengesetzt und durch dreieckige Interzellularen perforiert. Bezüglich der Nerven ist für die Gattung ganz besonders das Auftreten von subepidermalen, mehr oder weniger kräftig entwickelten Sklerenchymfaserbündeln charakteristisch, welche den inmitten des Mesophylls gelegenen Leitbündeln entsprechend gelagert sind, sozusagen subepidermal gerückte Festigungselemente der Blattnerven bilden. Ihre Faserzellen sind mehr oder weniger dickwandig und englumig. Die Faserbündel finden sich gewöhnlich in allen seitlichen Längsnerven, und zwar ober- und unterseits. Nur selten, namentlich in der Nähe des Blattrandes, fehlen sie auf der einen Seite oder auf beiden. Der Hauptnerv verhält sich bezüglich dieser Faserbündel verschieden bei den beiden Arten. Man gewinnt dadurch ein Unterscheidungsmerkmal, das schon Magnus und Sauvageau im wesentlichen richtig hervorgehoben haben. Bei *Th. Hemprichii* besitzt das Leitbündel des Mittelnerven auf der Holz- und Bastseite, und zwar in Berührung mit dem Leitbündelgewebe je ein Sklerenchymfaserbündel; subepidermale Fasergruppen fehlen gewöhnlich im Mittelnerv. Hierzu ist aber zu bemerken, daß ich bei der in Rede stehenden Art auf einem Teil der Schnitte zweizellige subepidermale Fasergruppen über dem Leitbündel des Mittelnerven antraf und sodann in dem einen von den beiden dem Mittelnerv zunächst gelegenen seitlichen Längsnerven keine subepidermalen Faserbündel, sondern nur ein Faserbündel unterseits und zwar in Berührung mit dem Leitbündelgewebe, 1—2 Zellen von der Epidermis getrennt. Für *Th. testudinum* ist charakteristisch, daß sich auch über und unter dem Leitbündel des Mittelnerven gut ausgebildete subepidermale Faserbündel finden, während in Berührung mit dem Leitbündelgewebe keine Faserzellen oder doch nur vereinzelte und schwächer verdickte zu beobachten sind. Typische Tracheen fehlen in den Leitbündeln; der Holzteil der größeren enthält einen ziemlich weiten Luftgang. Dagegen beobachtete ich bei beiden Arten in den Längsnerven und auch in den Leitbündeln der Querdiaphragmen Zellen mit vollkommenen oder unvollkommenen ringförmigen Verdickungen. Die Randfaserbündel bestehen aus größeren oder kleineren Komplexen von ähnlich beschaffenen Sklerenchymfasern, wie in den subepidermalen Fasergruppen. Sie liegen aber nicht subepidermal, sondern ein bis zwei Zellen tief unter der Epidermis. Stellenweise treten an sie die Leitbündel der nächstgelegenen Seitennerven heran, so daß man dann von einem Randleitbündel sprechen könnte. Die eigentümlichen Flossenzähne (Fig. 31) in der Nähe der Blattspitze sind für beide Arten schon ausführlich von Magnus und Sauvageau beschrieben worden. Der Unterschied in ihrer Ausbildung bei den zwei Arten ist nur ein gradueller. Das gemein-

same in der Struktur besteht darin, daß mehrere nebeneinander gelegene Kantenzellen des Blattrandes verschieden stark schlauchartig gegen die Blattspitze zu ausgewachsen und daß deren Längswände miteinander verwachsen sind, so daß ein fischflossenähnliches Gebilde zustande kommt. Die Lumina der Kantenzellen verschmälern sich dabei kegelförmig nach außen, während die Wanddicke zunimmt. Bei *Th. testudinum* sind die Flossenzähne viel kräftiger und viel mehr typisch, als bei *Th. Hemprichii*; nicht nur die Zahl der an ihrer Bildung beteiligten Kantenzellen ist eine größere, sondern es nehmen an der Zahnbildung auch Zellkomplexe der beiderseitigen Epidermis, sowie das innere Blattgewebe teil.[1]) Bei *Th. Hemprichii* springen auch mitunter, wie die Abbildung von Magnus in den Natürl. Pflanzenfamilien (15, Fig. 181, p. 241) zeigt, die einzelnen Kantenzellen mit ihren Spitzen hervor. Was

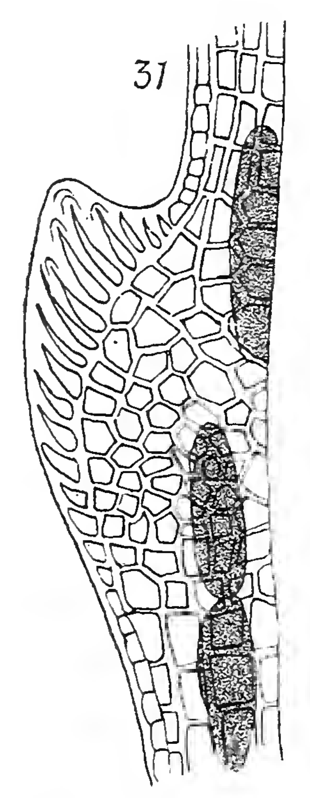



Fig. 31. Blattrand von *Th testudinum* mit einem Flossenzahn ($^{80}/_{1}$).

schließlich die schon von Sauvageau (16) kurz beschriebenen Sekretzellen anlangt, so haben sie im trockenen Material einen braunen Inhalt und sind meist schlauchförmig, zuweilen auch kurz. Sie treten als braune Punkte oder Striche (letztere bis 1 mm lang) dem freien Auge entgegen. Die schlauchförmigen erreichen nach den Messungen unter dem Mikroskop bei *Th. Hemprichii* eine Länge von 700 $\mu$, bei *Th. testudinum* eine solche von 420 $\mu$. Der braune Inhalt erfüllt gewöhnlich die ganze Zelle. Bei *Th. Hemprichii* fand ich aber in einzelnen Sekretzellen ein hautartig ausgebildetes und

[1]) Typische „Flossenzähne" finden sich bekanntlich auch bei der Potamogetonacee *Cymodocea* (z. B. *C. ciliata* Ehrenb.), aber nicht bei allen Arten. Dieses Seegrasgenus hat im übrigen auch mit braunem oder farblosem Inhalt versehene, aber meist der Blattepidermis, seltener dem Innengewebe angehörende Sekretzellen, und bei einem Teil der Arten auch subepidermale und den Leitbündeln korrespondierende Faserzellenbündel. (Siehe Magnus (4) u. in Sitzber. d. naturf. Freunde, Berlin 1872, p. 30 u. 31, sowie Sauvageau, in Ann. sc. nat., Sér. 7, T. XIII, 1891, p. 212–245.)

nach innen mit warzenförmigen Auflagerungen versehenes Sekret, ähnlich wie bei *Posidonia*. Das Sekret färbt sich mit $FeCl_3$-Lösung allmählich schwärzlich, während derselbe Farbenton sofort in den Epidermiszellen nach der Einwirkung des Reagens auftritt. Durch Javellesche Lauge wird es allmählich entfärbt und schließlich gelöst. Die Sekretzellen kommen nur im Innengewebe vor. Bei *Th. Hemprichii* konstatierte ich sie mitunter in der subepidermalen Mesophyllzellenschicht, häufiger aber tiefer im Mesophyll, dort in den Längsscheidewänden und in dem die Leitbündel umhüllenden Parenchymgewebe, auch in den Leitbündeln selbst; bei *Th. testudinum* dagegen nur in der subepidermalen Mesophyllschicht.

Untersuchungsmaterial: *Th. Hemprichii* Aschers., Schweinfurth n. 6, Eritrea u. Schweinfurth n. 186, Arakea, H. M. — *Th. testudinum* Koenig, Sintenis n. 5, Portorico, H. M.

Literatur: 6. Magnus, p. 85; 15. Ascherson u. Gräbner, p. 241; 16. Sauvageau, p. 289—293.

## 9. **Stratiotes.**

Die linealisch-lanzettlichen, am Grunde rinnigen, dicklichen und am Rand stachelig gesägten Blätter, welche der einzigen Art den Namen Wasser-Aloë eingetragen haben, werden von zahlreichen stärkeren (5 und mehr) und schwächeren Längsnerven, die auch durch Quernerven verbunden sind, und in gleicher Richtung von vielen Luftkanälen, die im allgemeinen durch einzellschichtige Wände voneinander getrennt sind, durchzogen. In anatomischer Hinsicht sind hervorzuheben: Die Spaltöffnungsapparate, deren Schließzellenpaare auf den beiden Längsseiten zumeist von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet sind und zueinander parallel und mit der Spaltrichtung parallel zu den Längsnerven liegen; das Vorkommen von typischen, spiralig verdickten Tracheen in den Nervenleitbündeln; das ganze Leitbündelsystem selbst, insofern es sich zusammensetzt einmal aus größeren, gegen den Blattrand zu kleineren; in Bezug auf Holz- und Bastteil normal orientierten und in der Mitte des Mesophylls eingebetteten Leitbündeln und dann noch aus 2 Reihen kleiner Leitbündel, von denen die eine näher der Blattoberseite, die andere näher der Unterseite liegt und die obere aus verkehrt orientierten Leitbündeln (mit dem Bastteil nach oben), die untere aus normal orientierten besteht; schließlich die Sekretzellen mit hellem Inhalt in der lebenden Pflanze, mit braunem in der getrockneten, im Mesophyll und in den Leitbündeln vorkommend und zum Teil idioblastenartig. Palisadenartiges Assimilationsgewebe findet sich nur in den über dem Wasserspiegel hervortretenden Blatteilen.

Die Entwicklung des Mesophylls und die Reichlichkeit und Verteilung der Luftgänge variiert in den verschiedenen Niveaux der Blattlänge. Dazu kommt noch, daß die Blätter ganz oder nur zum Teil submers sind und damit auch eine Verschiedenheit der Struktur verknüpft ist. Ich untersuchte zunächst ein fast 30 cm.

langes Blatt, welches sich mit einem ziemlich langen oberen Teil über dem Wasser erhob. Ein Querschnitt durch den oberen Teil zeigt unter der beiderseitigen, mit Spaltöffnungen besetzten Epidermis ein viel-, aber unregelmäßigschichtiges palisadenähnliches Gewebe aus breitgliedrigen, senkrecht zur Blattfläche mäßig gestreckten und abgerundeten Zellen, in der Mitte eine Reihe mehr oder weniger weiter, quer durchschnittener Luftgänge, zwischen diesen Parenchymgewebe, dessen Zellen auf dem Querschnitt rundlich, im Flächenschnitt mäßig gestreckt in Längsrichtung des Blattes sind. Benachbarte Luftgänge sind dabei häufig durch Gewebebrücken getrennt, die nur 1 Zelle breit sind. Gegen den submersen unteren Teil des Blattes zu verliert der peripherische Gewebemantel allmählich seinen palisadengewebeartigen Charakter. An Stelle des Palisadengewebes tritt in dem in Rede stehenden Blatt eine meist 3—4 (in anderen Blättern noch mehr) Zellen dicke Parenchymschicht, deren Zellen einen verschieden großen

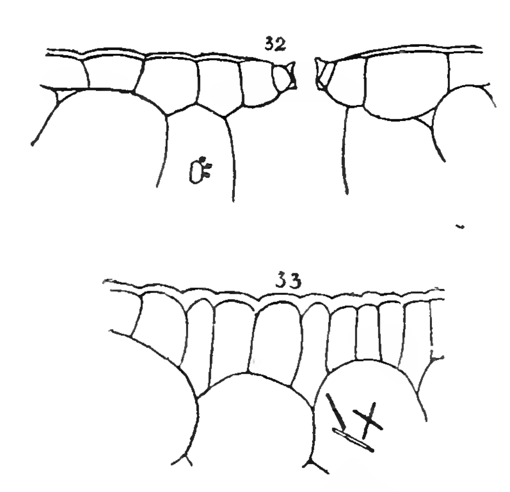



Fig. 32 – 33. Blattepidermis und darunter gelegenes Gewebe eines halbsubmersen Blattes im Querschnitt; Fig. 32. Querschnitt durch den oberen über Wasser befindlichen Blatteil; Fig. 33. durch den submersen Blatteil. — ($^{200}/_1$).

Querschnitt haben, namentlich in der subepidermalen einen kleineren, und im Querschnitt isodiametrisch polygonal bis polygonalrundlich, in der Flächenansicht polygonal oder mäßig gestreckt in der Längsrichtung des Blattes und dann auch in mehr oder weniger deutliche Längsreihen angeordnet entgegentreten. Aber noch in anderer Hinsicht verändert sich das Querschnittsbild, indem nämlich die Zahl der Luftgänge gegen den submersen Teil des Blattes zu, namentlich in der Mittelrippe, die nach unten immer stärker und stärker vorspringt, zunimmt. Schon auf Querschnitten durch die untere Partie des über dem Wasser befindlichen Blatteils sieht man über dem Hauptleitbündel des Mittelnerven einzelne Luftgänge, rechts und links davon 2—3 Luftgänge übereinander und auch 2 Luftgänge übereinander auf eine größere Strecke hin im Spreitenteil. Im submersen Teil wächst die Zahl der Luftgänge sukzessive, über dem Hauptleitbündel bis zu 4 übereinander, zu beiden Seiten desselben bis 6 übereinander. Die Luftgänge drängen sich im Mittelnerv nach der Oberseite hin. Nach rechts und links nimmt die Zahl derselben mit der Blattdicke allmählich ab. Auf eine

längere Strecke hin liegen noch 2 Gänge übereinander. Dann finden sich die Gänge nur mehr einzeln oder nur in der Nachbarschaft größerer Nervenleitbündel deren 2 übereinander, bis schließlich zum massivzelligen Blattrand. In der Umgebung des Leitbündelsystems der Mittelrippe und über demselben, dort, wo die Gänge so zahlreich sind, erscheint das Gewebe im Querschnitt grobmaschig, die Gewebelamellen zwischen den Luftgängen dabei einzellschichtig. Aber auch sonst, selbst da, wo die Gänge nur in einer Reihe liegen, sind die Scheidewände benachbarter, soweit in ihnen nicht Leitbündel verlaufen, nur 1 Zelle dick. Die Mesophyllzellen sind im unteren Teil des Blattes überall mehr oder weniger, doch nie sehr stark in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Zwischen Epidermis und Luftgängen ist stets eine mindestens 2, meist mehr Zellen dicke Mesophyllzellenschicht eingeschoben. Im untersten Teil des Blattes erscheinen die Zellen zum Teil auf dem Querschnitt in den Ecken nach Kollenchymart stärker verdickt; ein viel mehr typisch ausgebildeter, kleinzelliger Kollenchymkomplex tritt im unterseitigen Grundgewebe des Mittelnerven auf und umhüllt dort kleinere Leitbündel. — Einfacher gebaut erwies sich ein 20 cm langes submerses Blatt. In diesem fehlt das palisadenartige Gewebe vollkommen. Auf einem Querschnitt durch den oberen Teil des Wasserblattes sieht man fast durchweg nur eine Reihe von Luftgängen. Im mittleren und unteren Teil des Blattes sind die Luftgänge in der Mittelrippe wieder reichlicher, über dem Leitbündelsystem in einer Reihe, zu den beiden Seiten desselben bis zu 3 übereinander, während sie allmählich nach rechts und links wieder einreihig entgegentreten und schließlich im Blattrand fehlen. Die Luftgänge sind von der Epidermis stets durch Mesophyllgewebe getrennt, das im unteren Teil des Blattes 2—3 Zellen, im oberen nur 1 Zelle dick ist. Die Gewebelamellen zwischen den Luftgängen sind, soweit sie nicht Leitbündel enthalten, nur 1 Zelle dick. Die Mesophyllzellen haben eine ähnliche Gestalt, wie im unteren Teil des vorhin beschriebenen halbsubmersen Blattes. — In den sämtlichen Teilen der halbsubmersen, wie der submersen Blätter sind die Luftgänge, an welchen, nebenbei gesagt, bisweilen auch kutikulaähnliche Auskleidungsmembranen vorkommen, durch senkrecht oder schief gestellte einzellschichtige oder dickere, Quernerven einschließende Querdiaphragmen (Fig. 34 und 37) unterbrochen. Die bei Kirchner, Löw und Schroeter (22, p. 704) nicht ganz genau wiederholte Angabe von Chatin, daß die zahlreichen Luftgänge der Blattbasis keine Diaphragmen haben, ist unrichtig. Die einzellschichtigen bestehen aus niederen abgerundeten Zellen, die kleinere oder größere Interzellularen zwischen sich nehmen und häufig stärker und knotig verdickte Wände (Fig. 37) haben. Die Zellen der im Verhältnis zum Mesophyll viel kleinerzelligen Epidermis sind mit geradlinigen Seitenrändern versehen und in der Flächenansicht entweder isodiametrisch-polygonal oder in Richtung der Blattlängsachse gestreckt-polygonal bis vierseitig. Bei dem oben erwähnten halbsubmersen Blatt traf ich im oberen Teil beiderseits zahlreiche Stomata und dazwischen

namentlich Epidermiszellen von isodiametrisch- oder gestreckt-polygonaler Form an. Im untergetauchten Teil nimmt in der Grenzzone die Zahl der Stomata ab, während sie noch weiter unten ganz fehlen; die isodiametrisch-polygonalen Epidermiszellen treten zurück und die gestreckt-polygonalen, mit sehr stumpfen Winkeln an den Längsseiten, überwiegen; die letzteren zeichnen sich durch ihre auf längere Strecken hin deutliche Anordnung in Längsreihen aus. Bemerkenswert ist auch die Verschiedenheit des Querschnittsbildes der Zellen im oberen und unteren Teil (auf Schnitten, die senkrecht zur Längsachse des Blattes geführt sind). Im oberen (Fig. 32) sind die Epidermiszellen relativ nieder, meist breiter, wie hoch, im unteren submersen (Fig. 33) hoch und schmal, fast palisadenartig, wobei sie ungleich tief gegen das Blattinnere vordringen; in der Grenzzone beider Blatteile finden sich Übergangsformen. Bei den vollständig submersen Blättern fand ich nur an der Blattspitze isodiametrisch-polygonale Zellen und dazwischen auch beiderseits ein paar Stomata. Sonst fehlen die Spaltöffnungen und die Epidermiszellen sind gestreckt-polygonal bis vierseitig und meist auch in deutliche Längsreihen angeordnet. Die Querschnitte zeigen namentlich in den unteren Teilen des submersen Blattes eine deutliche palisadenartige Streckung der Epidermiszellen, in den oberen Teilen wenigstens eine deutliche Tendenz dazu. Erwähnenswert ist noch, daß die Epidermiszellen der untergetauchten Blattflächen viel zahlreichere und dunkler gefärbte Chloroplasten enthalten, als die der über Wasser befindlichen, und auch Anthocyan im Zellsaft führen. Die Spaltöffnungen sind, wie schon oben angeführt wurde, parallel zueinander und mit der Spaltrichtung parallel zur Längsachse des Blattes gerichtet. Die Schließzellen sind groß elliptisch und zumeist rechts und links von einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet. Mitunter schließt sich an den beiden Polen des Schließzellenpaares je eine quergestreckte Epidermiszelle an, so daß der ganze Spaltöffnungsapparat an den Tradescantiatypus erinnert. In anderen Fällen weisen beide oder nur die eine Nebenzelle eine quer zum Spalt gestellte Teilwand auf oder, selten, sind die Schließzellenpaare von mehreren gewöhnlichen Epidermiszellen unregelmäßig umstellt. Über die Nervenleitbündel ist das wichtigste schon oben gesagt worden. Man hat zunächst die meist größeren und in der Mittelebene des Blattquerschnittes gelegenen normal orientierten Leitbündel (mit Bastteil nach unten) zu unterscheiden, die nur am Blattrand kleiner sind. Zu ihnen gehört auch das „Hauptleitbündel" des Mittelnerven. In der Blattspreite trifft man neben diesen größeren Leitbündeln auf dem Querschnitt noch zwei Reihen von schwächeren an; die obere Reihe enthält verkehrt orientierte, die untere normal orientierte Leitbündel. Über das Leitbündelsystem der Mittelrippe ist noch folgendes anzuführen. Im basalen Teil des Blattes liegen über dem Hauptleitbündel 1—2 kleine, verkehrt orientierte Leitbündel, im Anschluß an die verkehrt orientierten der Spreite; unter demselben zunächst ein schwächeres und dann in noch tieferer Lage einige weitere schwächere Leitbündel, sowie der oben erwähnte, jene zum

Teil einschließende, kleinzellige Kollenchymkomplex. Diese kleinen Leitbündel lassen sich unter entsprechender Reduktion die Blattlänge hinauf verfolgen, soweit die Mittelrippe deutlich keilförmig

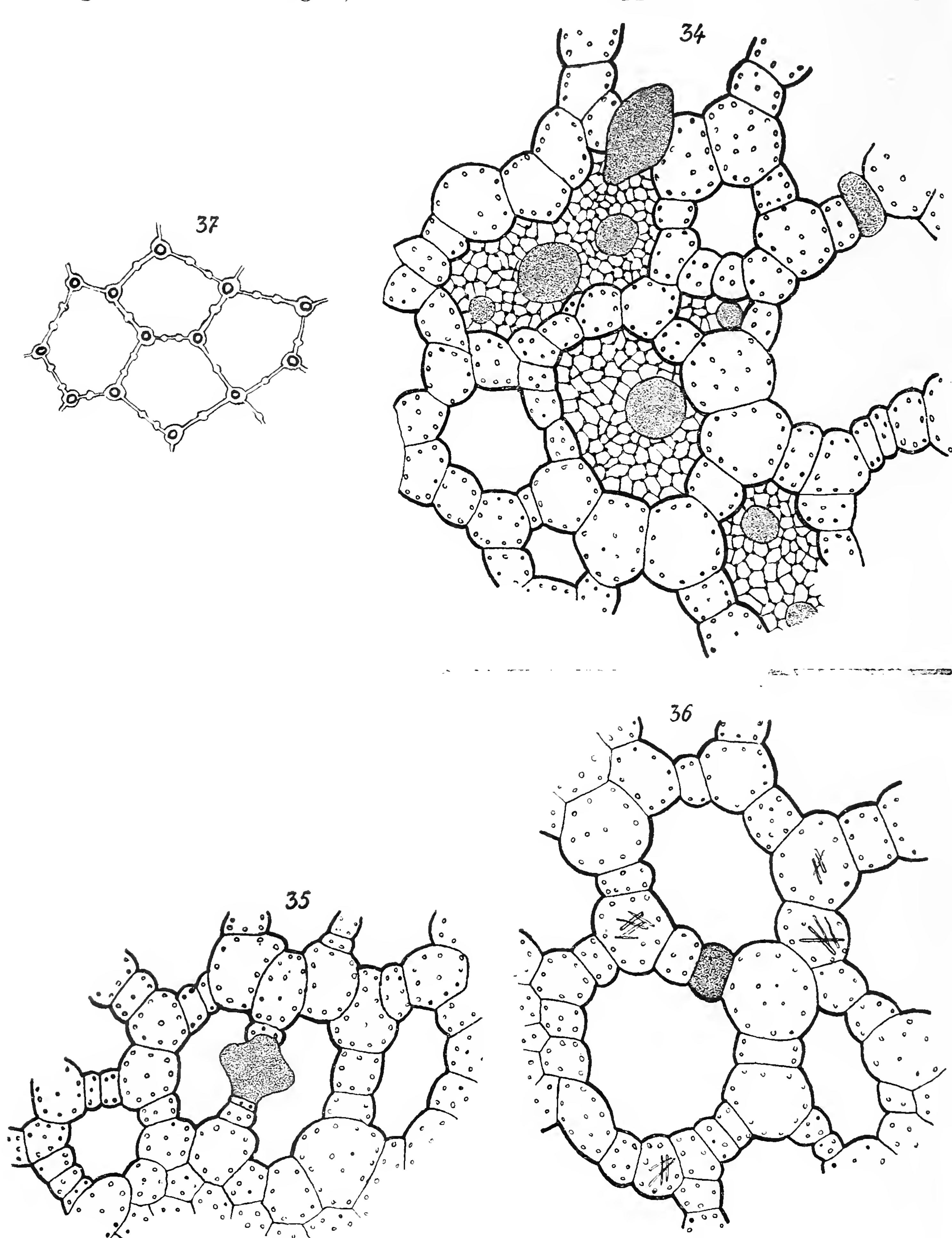



Fig. 34—36. Querschnittsstücke aus der Umgebung des Mittelnerven, von dem unteren Teil eines Blattes ($^{80}/_{1}$).
Fig. 37. Zellen des Querdiaphragmas ($^{400}/_{1}$).

nach unten vorspringt. Die sämtlichen Leitbündel besitzen im basalen Teil des Blattes keinen mechanischen Beleg. Weiter oben

trifft man in Beziehung zu allen Leitbündeln in verschiedener Reichlichkeit ziemlich weitlumige und mehr oder weniger dickwandige, schwach verholzte Faserzellen an, an den größeren in dem ganzen Umkreis oder doch wenigstens in einem oberen und unteren Bogen, an den meisten kleineren wenigstens am Bastteil. Die größeren Leitbündel enthalten im Holzteil den charakteristischen Luftgang; in diesem ist hin und wieder ein Ringgefäß zu sehen. Typische Spiraltracheen lassen sich in allen Leitbündeln und in

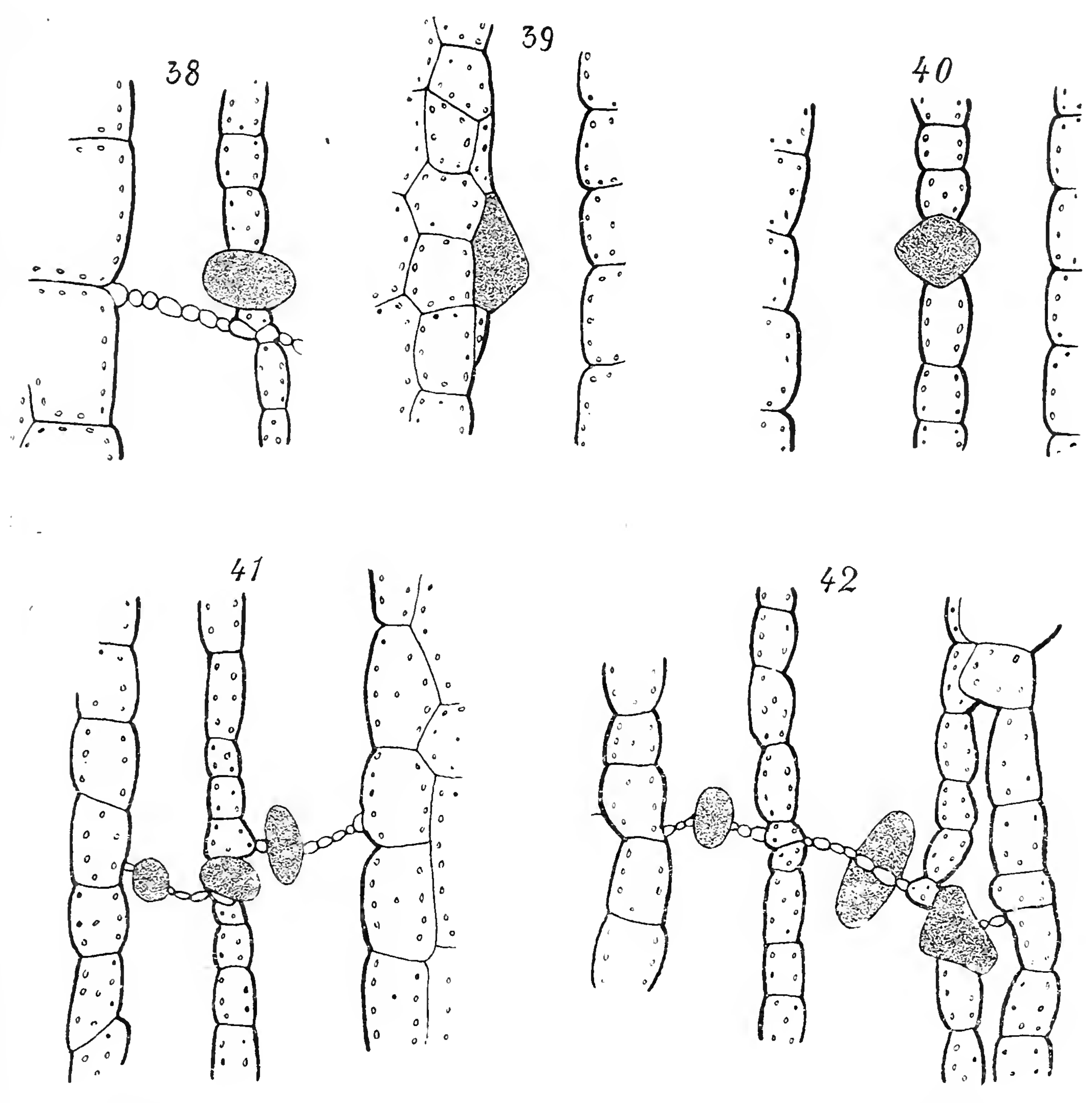



Fig. 38—42. Längsschnitte aus dem unteren Teil eines Blattes, in der Nähe des Mittelnerven ($^{80}/_{1}$).

allen Niveaux der Blattlänge feststellen, sodaß die Bestimmung des Leitbündels als normal oder verkehrt orientiert leicht fällt. Die sämtlichen Angaben über die Nervenleitbündel fußen in erster Linie auf der Untersuchung des stark entwickelten halbsubmersen Blattes. Sie gelten aber auch für das submerse; nur sind dort die Strukturverhältnisse etwas reduziert. Die Sekretzellen (Fig. 34—36 und 38—42) sind in der von mir eingesehenen Literatur nur in ganz ungenügender Weise berücksichtigt. Chatin (2, pl. V, Fig. 4') hat die Sekretidioblasten der Querdia-

phragmen richtig gezeichnet, spricht aber in der Figurenerklärung (p. 34) von einem „utricule boursouflée remplie d'air, vue aussi sur les diaphragmes de la tige". Schencke (17, p. 10) sagt, daß der Zellsaft der „meisten" Zellen (besonders in der Epidermis) in den jungen Blättern rot gefärbt sei und später in braun übergehe und zeichnet auch solche Zellen mit rotem Zellsaft. Kirchner, Löw und Schroeter (22, p. 703) erwähnen im Grundgewebe der Ausläufer chlorophyllose Zellen und fügen bei, daß einige von diesen mit einem lebhaft roten Saft erfüllt sind, der auch bei den Blattzellen von Winterknospen und anderen Laubteilen hie und da wiederkehrt. Die Sekretzellen von *Stratiotes* besitzen, gleich denen von *Vallisneria,* in der lebenden Pflanze einen farblosen und stark lichtbrechenden Inhalt; Chlorophyllkörner fehlen. Das Sekret ist gerbsäurehaltig; mit $FeCl_3$- oder $FeSO_4$-Lösung färbt es sich blau bis schwarz. In Alkohol ist es nicht löslich. Beim Trocknen der Pflanzen wird das Sekret braun und es sind dann die Sekretzellen mit freiem Auge oder mit der Lupe direkt oder nach dem Anschneiden des Blattes als braune Punkte zu sehen. Die gleiche Farbenveränderung tritt bei Behandlung der Präparate von lebendem Material mit Javellescher Lauge oder mit Dämpfen von Salpetersäure auf. Auch mit Kalilauge färbt sich das frische Sekret langsam braun. In gelblich gefärbten submersen Blättern der lebenden Pflanze fand ich schon Mitte August, namentlich in den Spitzen, die Braunfärbung des Sekretes eingetreten. Besonders charakteristisch ist die Lindtsche Reaktion, die Blutrotfärbung des frischen Sekretes mit Vanillinsalzsäure, welche sich viele Stunden deutlich erhält. Mit konzentrierter Salzsäure allein zieht sich das frische Sekret unter Gelbbraunfärbung zusammen. Die Sekretzellen treten in allen Teilen der halbsubmersen und submersen Blätter auf. In morphologischer Hinsicht sind sie entweder nicht oder doch wenig von den gewöhnlichen Mesophyllzellen verschieden oder sie treten als Idioblasten entgegen. Ersteres gilt für die im dichten Mesophyll eingelagerten Sekretzellen und zum Teil auch für die Sekretzellen der Längsscheidewände zwischen den Luftgängen. Idioblastennatur haben insbesondere die Sekretzellen der Querdiaphragmen und zum Teil auch die der Längsscheidewände. Die Idioblasten sind kugelig, ellipsoidisch (wobei ihr größter Durchmesser senkrecht zur Zellschicht gelagert ist, der sie angehören) oder anders gestaltet und verschieden groß; sie springen mit konvexen Wandteilen blasig in die Interzellularräume hinein. Schlauchförmige, doch nicht sehr langgestreckte Sekretzellen von relativ kleinem Querschnitt befinden sich in den Leitbündeln. Kleine, schmal-stäbchenförmige oder dickere und verschieden, auch oktaëdrisch gestaltete Kristalle aus Kalkoxalat kommen hier und dort im Mesophyll, besonders in den Wasserblättern, vor. An der Bildung der dornigen, hakig nach vorn gekrümmten Blattzähne ist Haut- und Grundgewebe beteiligt. Die Spitze des Zahnes bildet ein einzelliges zugespitztes und starkwandiges Haar, dessen Basis von einem Kranz längsgestreckter, ziemlich starkwandiger und getüpfelter Epidermiszellen umschlossen wird. Die zahlreichen lanzettlichen

Achselschüppchen sind an der Basis mehr als zweischichtig und schließen dort zuweilen Sekretzellen ein. Sonst sind sie zweizellschichtig, am Rande und an der Spitze einschichtig; ihre Epidermiszellen sind längsgestreckt. Sie haben keine sekretorische Funktion.

Untersuchungsmaterial: Lebendes Material des Hort. Erlang. und trockenes des H. E.

Literatur: 2. Chatin, p. 12–15, pl. V; 17. Schencke; 21. Weinrowsky, p. 19—20; 22. Kirchner, Löw und Schroeter, p. 697—707; 23. Veres (non vidi).

## 10. **Ottelia.**

Das Blattmaterial von *Ottelia*, das mir zur Verfügung stand, ist lediglich von Wasserblättern mit gut entwickelten und von Längs- und Quernerven durchzogenen Spreiten gebildet. Die wichtigsten anatomischen Verhältnisse sind die folgenden. Die Struktur des Mesophylls ist in den Wasserblättern eine einheitliche. Das ein- bis mehrschichtige Mesophyll bildet ein Maschennetz (Fig. 44), dessen sehr große bis kleine, annähernd bis wirklich polygonale Maschen von Interzellularräumen eingenommen werden, die voneinander durch meist nur eine Zelle dicke Gewebelamellen getrennt sind. Spaltöffnungen sind selten; sie sind beiderseits von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet. Typische Tracheen fehlen in den Nerven. Besonders charakteristisch ist das Auftreten von meist rundlichen Sekretidioblasten mit hellem Inhalt in der Blattepidermis und von kugeligen, ellipsoidischen oder hantelförmigen chlorophyllführenden Idioblasten im Mesophyll, welche sozusagen die Natur innerer Haare haben und eine ölige oder harzige Substanz an ihren, in die Interzellularräume hineinragenden Teilen zur Ausscheidung bringen. Kalkoxalatkristalle sind vorhanden.

Die gewöhnlichen Epidermiszellen der beiden Blattflächen haben annähernd dieselbe Beschaffenheit. Sie sind mehr oder weniger isodiametrisch und besitzen entweder schwach wellige (Lohersche Pflanze, *O. Baumii* und *ulvaefolia*) oder ziemlich geradlinige (*O. alismoides* und *japonica*) Seitenränder. Ihr Flächendurchmesser wechselt schon innerhalb der Art; der mittlere Durchmesser schwankt bei meinem Material zwischen 50—60 $\mu$ einerseits und 90—120 $\mu$ andrerseits. Über die Beschaffenheit des Mesophylls ist noch anzuführen, daß die Interzellularräume in der Regel direkt von der beiderseitigen Epidermis bedeckt sind; nur stellenweise wurde, z. B. bei *O. alismoides*, eine Verbreiterung der subepidermalen Mesophyllzellenbänder auf mehr als eine Zelle, oder, in der Nähe von größeren Nerven, ein hypodermartiges Zusammenschließen der subepidermalen Zellen über dem Luftraum beobachtet. Bei der gleichen Art und ebenso bei der Loherschen Pflanze sah ich kleine ähnliche perforierte Querdiaphragmen, wie sie auch bei anderen Hydrocharitaceen vorkommen. Einzelne Spaltöffnungen

finden sich bei *O. alismoides* und *japonica* beiderseits am Blattrand (bei der Loherschen Pflanze in der Außenepidermis der Kelchblätter, über den Längsnerven). Sie sind nicht immer von parallelen Nebenzellen begleitet, sondern manchmal von mehreren gewöhnlichen Epidermiszellen umschlossen. Wenn auch in den Leitbündeln der Nerven deutliche Ring- und Spiraltracheen fehlen, so wurden doch im lebenden Material von *O. alismoides*, sowie bei *O. Baumii, japonica* und *ulvaefolia* Zellen mit schwach ring- oder halbringförmigen Verdickungen angetroffen. Der Querschnitt durch einen kräftigen Längsnerven der Loherschen Pflanze zeigte mir im Holzteil des Leitbündels einen weiten Interzellulargang und an der Peripherie einige derber-, doch zellulosewandige Faserzellen, sonst dünnwandiges kleinzelliges Gewebe, den Holzteil umschlossen von einem Kranz weiter, durch einschichtige Gewebelamellen voneinander getrennter Interzellulargänge, welche typische, perforierte, kleinzellige Querdiaphragmen haben, nach unten sodann, vom Holzteil getrennt, eine Weichbastgruppe, die ebenfalls von einzelnen faserartigen Zellen begleitet ist. In den kleineren Nerven berühren sich Holz- und Bastteil. Der Holzteil schließt wieder einen Interzellulargang ein, der Bastteil ist mit einzelnen Faserzellen versehen. Ähnliche Verhältnisse traf ich auch in dem lebenden Material von *O. alismoides* an; nur fehlen die Faserzellen. Kräftigere Sklerenchymfasern sah ich in den Nerven von *O. Baumii*. Von den beiden Sekretzellentypen bespreche ich zunächst die epidermalen Idioblasten (Fig. 43 u. 48). Sie kommen bei allen Arten vor; nur in dem von Maximowicz gesammelten Material von *O. japonica* konnte ich sie nicht auffinden. Ihre Menge ist eine verschiedene. Zuweilen sind sie auf der einen Blattseite ziemlich reichlich entwickelt, und zwar am Blattrand, über den Blattnerven und auch zwischen den Nerven, auf der anderen nur am Rand oder noch vereinzelt über den Nerven zu finden. Meist liegen sie einzeln, selten zu 2—3 beisammen. Ihr Umriß ist in der Flächenansicht rund oder eckig und klein im Verhältnis zu den Epidermiszellen. Bei *O. alismoides* (Fig. 48) und *japonica* fällt auf, daß die Zellen sich mit einer relativ großen Fläche an der Bildung der Blattoberfläche beteiligen und sich nach innen keilförmig verschmälern. Bei anderen Arten ist die Innenwandfläche der Sekretzellen annähernd gleich groß, wie die Außenwandfläche, oder sogar größer. Diese Verhältnisse wechseln bei *O. ulvaefolia* auf demselben Blatt. Der Inhalt der Sekretzellen ist nicht überall der gleiche. Bei der Loherschen Pflanze ließ sich ein helles, stark lichtbrechendes Sekret feststellen, das in Alkohol löslich ist, mit Jodjodkaliumlösung sich gelb färbt, sodann nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure als gelber Tropfen entgegentritt, während konzentrierte Schwefelsäure eine Bräunung verursacht, weiter mit Überosmiumsäure sich schwach braun färbt und mit Wasserdämpfen flüchtig ist; außer dem Sekret enthalten hier die Zellen Zellkerne und Protoplasma, aber keine Chloroplasten. Bei den Herbarmaterialien von *O. alismoides* und *japonica* sah ich kein Sekret; in dem lebenden Material von *O. alismoides* öfters einen hellen,

lichtbrechenden Inhalt, der sich mit Jodlösung gelb färbt.[1]) Der lichtbrechende, kaum gelbliche Inhalt der Zellen im Herbarmaterial von *O. Baumii* gibt mit Jodlösung und Schwefelsäure dieselben Reaktionen, wie das Sekret bei der Loherschen Pflanze. Das schwach gelbe, milchsaftartig aussehende Sekret von *O. ulvaefolia* nimmt mit Javellescher Lauge und ebenso schon mit Kalilauge eine sehr schöne weingelbe Färbung an, durch welche sich die Sekretzellen leicht fesstellen lassen. Viel charakteristischer, als die epidermalen Idioblasten, sind die sezernierenden Idioblasten des Mesophylls (Fig. 44 u. 46—47). Dieselben haben eine annähernd kugelige, eine mehr oder weniger schmal ellipsoidische

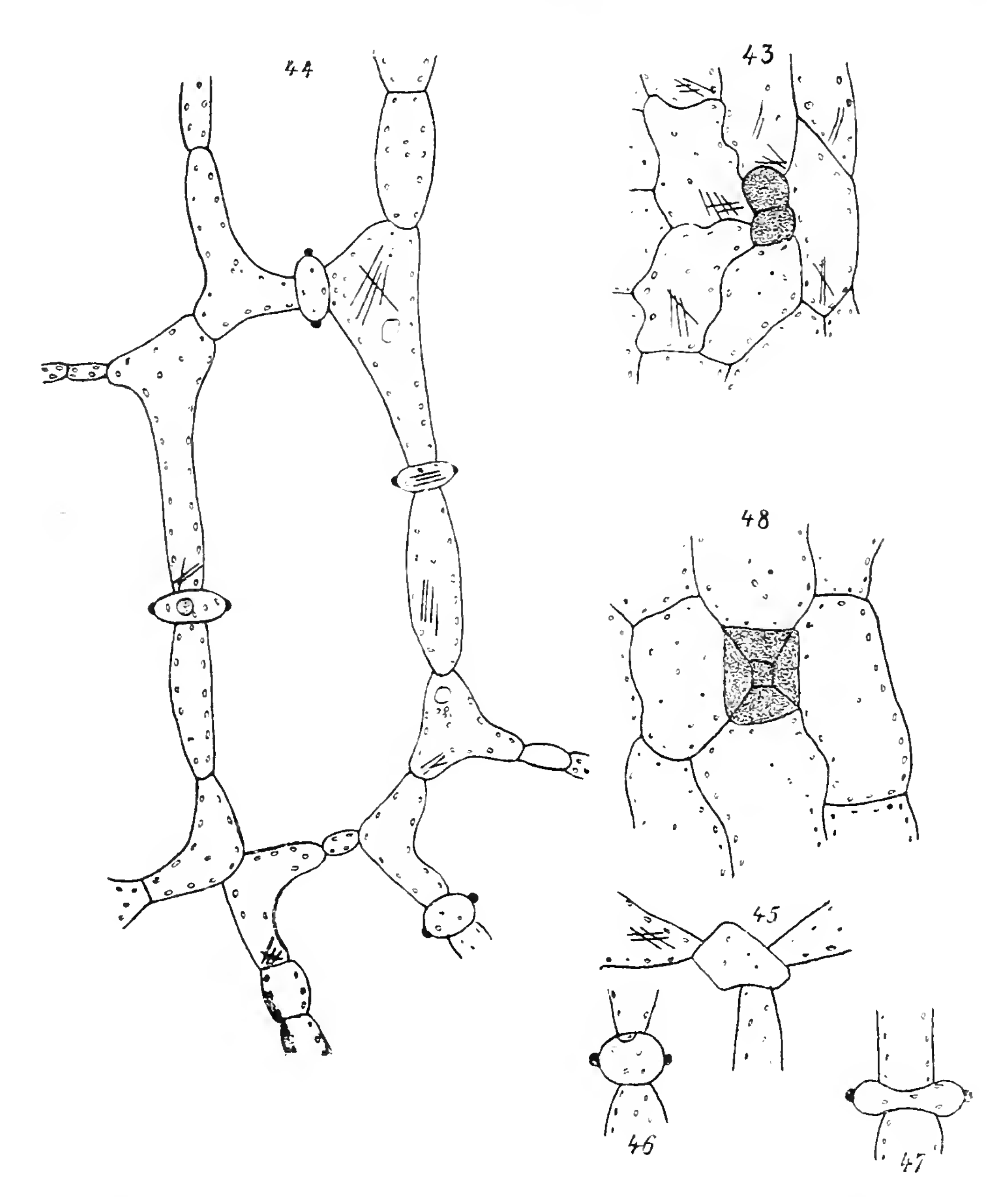



Fig. 43—47. *Ottelia sp.*: Fig. 43. Blattepidermis mit Sekretzellen. Fig. 44—45. Mesophyll in der Flächenansicht. Fig. 46—47. Sekretzellen. Fig. 48. Blattepidermis von *O. alismoides* mit einer Sekretzelle.

oder eine hantelförmige Gestalt. Sie sind zwischen den gewöhnlichen kürzer oder länger gestreckten und verschieden gestalteten Mesophyllzellen eingeschaltet, die ellipsoidischen und hantelförmigen dabei so, daß ihre Längsachse quer zum Verlauf der Mesophyll-

[1]) Nachträglich stellte ich am lebenden Material von *O. alismoides* fest, daß sowohl das Sekret der epidermalen Idioblasten, wie der haarartigen, die beide dort auch im Blattstiel vorkommen, mit Vanillinsalzsäure sich nicht rot färbt.

zellenreihe gerichtet ist, in der sie liegen. So ragen sie mit ihren seitlichen Teilen mehr oder weniger stark nach Art der inneren Haare in die Interzellularräume hinein. Bisweilen trifft man in zwei übereinander gelagerten Zellreihen des Mesophylls zwei solche Idioblasten übereinander an. Die Untersuchung im lebenden Material (von Loher, sowie Haage und Schmidt) ergab, daß die Zellen Zellkerne, Protoplasmaschlauch und Chloroplasten enthalten, bei der Loherschen Pflanze zuweilen auch Kalkoxalatnadeln im Zellsaft. Sie sind assimilierende Zellen und zugleich sezernierende. Ihre Zellwand besteht aus Zellulose. Wie mir die Untersuchung junger Idioblasten in jungen Blütenstielen bei der Loherschen Pflanze zeigte, entsteht im wandständigen Protoplasma der in die Interzellularen hineinragenden Zellteile ein öliger Tropfen, der durch die Zellwand nach außen tritt und dieser in Form einer Kalotte und später einer größeren oder kleineren Kugel anhaftet. Der Tropfen besteht aus ätherischem Öl; er löst sich in Alkohol, verschwindet beim Erhitzen der Wasserpräparate, ist also flüchtig, färbt sich mit Jodjodkaliumlösung gelb und dann auf Zusatz von Schwefelsäure braun und nimmt mit Osmiumsäure eine bräunliche bis schwarze Farbe an.[1]) In den Herbarmaterialien finden sich an Stelle der Tropfen harzartige gelbliche Massen, entweder noch in Tropfenform oder in Form von Krusten; dieselben sind durch Oxydation des Sekretes entstanden und, wie dieses, in Alkohol löslich. Bei der Loherschen Pflanze traf ich die epidermalen Idioblasten auch in dem Blütenstiel und in der Außenepidermis der Kelchblätter, die Idioblasten des Innengewebes auch in den Kelchblättern und in der Fruchtknotenwand an; die Sekretzellen der Kelchblattepidermis verbreitern sich stark nach innen. Kalkoxalat tritt reichlich in Form von größeren oder kleineren Bündeln ziemlich langer nadelförmiger bis etwas breiterer stabförmiger Kristalle in der beiderseitigen Epidermis und im Mesophyll bei *O. ulvaefolia* und der Loherschen Pflanze auf. Bei den anderen Arten finden sich auch kleine, stabförmige oder anders gestaltete Kristallkörper, die in Essigsäure unlöslich sind. Bei dem Bojerschen Material von *O. ulvaefolia* sind einzelne Randzellen des Blattes zu ganz kurzen, stumpfen, zahnartigen Haaren ausgewachsen; ähnliche Haare krönen auch die zahnartigen Emergenzen am untersten Teil des Blattstiels von *O. alismoides*. Bei *O. alismoides* habe ich auch längliche Achselschüppchen nachgewiesen, die in ihrem unteren Teil mehr als zweizellschichtig sind.

Auf Grund von Beobachtungen an der im hiesigen Botanischen Garten zur Blüte gelangten Loherschen Pflanze[2]) habe ich an dieser Stelle einige Bemerkungen zu den Blütenverhältnissen von *Ottelia* anzufügen. Auffallend war bei der Analyse der zwittrigen, einzeln in den zusammengedrückten Scheiden entwickelten und mit sechs Staubblättern versehenen Blüten, daß nur drei an der Spitze zweispaltige Griffel zu sehen waren und der Fruchtknoten im Querschnitt nur drei unvollständige Fächer durch drei tief in die Frucht-

[1]) S. Anm. 1 auf p. 87.
[2]) Die Pflanzen waren einjährig und eine Nachzucht nicht möglich.

knotenhöhlung eindringende und zweispaltige Scheidewände aufwies. Für *Ottelia* werden nämlich (s. auch Gürke, in Festschrift für Ascherson, Leipzig, 1904, p. 535) sechs und bisweilen sogar neun bis zwölf zweispaltige Griffel und ein durch sechs Doppelscheidewände unvollständig-sechsfächriger Fruchtknoten angegeben. Die Fruchtknotenhöhlung ist mit Schleim [1]) erfüllt. Der Schleim, welcher mit Tuschlösung deutlich hervortritt, quillt mit Wasser auf, färbt sich mit Jodjodkaliumlösung nicht oder doch nicht deutlich, gibt auch nicht die Amyloidreaktion, ist optisch inaktiv und tingiert sich mit Methylenblau, Anilinblau und Korallinsoda. Derselbe wird augenscheinlich durch eigentümliche, im Umriß rundliche oder elliptische Drüsenzellenkomplexe (Fig. 49) ausgeschieden, welche der Epidermis zugehören und sich gleich den Samenanlagen, sowohl an den Scheidenwänden, als auch der Fruchtknotenwand zwischen den Scheidenwänden vorfinden und konvex in die Fruchtknotenhöhlung vorspringen. An ihrer Erhebung über dem Niveau der Innenfläche sind auch Grundgewebezellen beteiligt. Die sezernierenden Epidermiszellen sind höher als die gewöhnlichen, besitzen konvexe, fast papillöse Außenwände, haben einen annähernd polygonalen Umriß in der Fläche und eine ungleichmäßige Verdickung der Seitenwände. Auf einem Querschnitt sieht man die Seitenwände nach innen zu erst anschwellen, dann wieder dünner

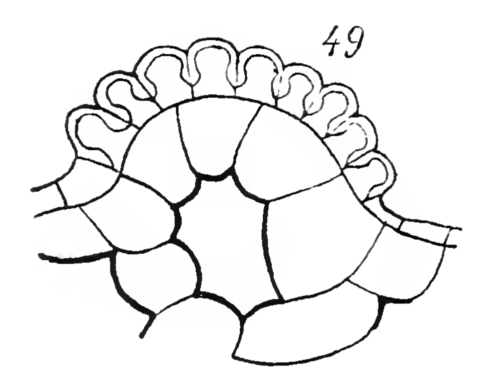



Fig. 49. Schleimdrüse von der Innenwand des Fruchtknotens im Querschnitt.

werden. Im jungen Fruchtknoten sind die Drüsen noch von der Kutikula bedeckt. Die in Rede stehenden Drüsen und die Schleimabsonderung habe ich auch im Fruchtknoten des Herbarmaterials von *O. alismoides* nachweisen können. Der kugelige Pollen zeigte bei der Loherschen Pflanze einen Durchmesser von 75 $\mu$, bei *O. alismoides* einen solchen von 45 $\mu$. Seine Exine ist mit zahlreichen, fein stacheligen Unebenheiten versehen; Keimporen fehlen.[2])

---

[1]) Schleimartige Substanzen sind in der Literatur für die Frucht von *Ottelia* erwähnt (s. Richard, in Mémoires de l'Institut de France 1811, Sec. Partie, 1814, p. 29, auch Bentham u. Hooker, Gen. plant.). Nach Caspary (in Bot. Zeit. 1858, p. 315 u. Taf. IX, Fig. 22) ist auch der einfächrige Fruchtknoten von *E. canadensis* mit einer gelatinösen Flüssigkeit erfüllt; ob diese von den mit einer papillösen Epidermis versehenen Plazenten ausgeschieden werden, ist erst zu untersuchen.

[2]) Das Fehlen der Keimporen scheint bei den Hydrocharitaceen allgemein der Fall zu sein. Über die Struktur des Pollens in der Familie gibt im übrigen die folgende Zusammenstellung Aufschluß. *Halophila:* einzellreihige Pollenketten, bei *H. Baillonii* mit „exine fortement plissée" (s. 10. Balfour, p. 320—321 u. pl. XI, Fig. 52 u. 12, Holm, p. 16 u. pl. III, Fig. 30—31). *Hydrilla:* P. kugelig, fein körnigwarzig (22. Kirchner etc., p. 674—676 u. Fig. 404, 5—6). *Elodea: E. canadensis* (22. Kirchner etc. p. 688) und *densa* (12. Holm, p. 21 u. pl. IV, Fig. 55, s. auch oben p. 57) mit kugeligem, fein stachligem P. *Vallisneria* (*V. spiralis*): P. kugelig, mit 45—60 $\mu$ Durchm. u. zerstreut feinkörniger Exine. *Enalus:* „P. eporosum eplicatum" (Griffith, Notulae ad plantas

Untersuchungsmaterial: *O. sp.*, Loher, Madagascar (pl. v.). — *O. alismoides* Rich.: Grabowski, Borneo, H. M.; Sieber, Damiette, H. E.; pl. v. von Haage u. Schmidt. — *O. Baumii* Gürke, Baum n. 858, Kunene-Sambesi-Expedition, H. M. — *O. japonica* Miq., Maximowicz, Iter II, 1862, Japonia, H. M. u. Rein, Japonia, H. M. — *O. ulvaefolia* Buchenau, Hildebrandt n. 3803, Madagascar, H. M. u. Bojer, Madagascar, H. M.

Literatur: 2. Chatin, p. 4—6 u. pl. I.

## 11. **Boottia.**

Die mit *Ottelia* nächstverwandte Gattung ist in anatomischer Hinsicht ebenfalls durch den Besitz von epidermalen Sekretzellen mit hellem Inhalt ausgezeichnet. Die im Mesophyll gelegenen haarartigen Idioblasten traf ich nur bei *B. kunenensis* und *Schinziana*, dagegen nicht bei der durch eine besonders charakteristische exomorphe Blattbeschaffenheit vor allen anderen Arten sofort erkennbaren *B. Aschersoniana* an. Die Struktur des Mesophylls ist in den bandförmigen dünnen, von fünf Längsnerven durchzogenen Wasserblättern der *B. kunenensis* eine ähnliche, wie bei den von mir untersuchten *Ottelia*-Arten, dagegen naturgemäß eine andere in den langgestielten und eiförmig-lanzettlichen, lederigen, von zahlreichen schwächeren, parallel zum Mittelnerven verlaufenden Nerven durchzogenen Spreiten der Schwimmblätter von *B. Schinziana* und in den langen untergetauchten und dreikantigen, an den Kanten mit zahnartigen Emergenzen versehenen, ziemlich dicken Blättern von *B. Aschersoniana*. Die nur bei *B. Schinziana* vorkommenden Spaltöffnungen sind an beiden Längsseiten von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet. Typische Tracheen fehlen in den Nervenleitbündeln oder sind doch nicht überall vorhanden. Kalkoxalat, sowie einzellige, spitze Deckhaare am Blattrand wurden bei bestimmten Arten angetroffen.

Mit Rücksicht auf die verschiedene Ausbildung des Mesophylls bespreche ich im folgenden der Reihe nach die Blattstruktur der drei untersuchten Arten.

1. *Boottia kunenensis* Gürke, Baum n. 962, Kunene-Sambesi-Expedition, H. M. Die beiderseitige Epidermis besteht aus ziemlich großen, an den verschiedenen Teilen des Blattes ungleichgroßen und entweder isodiametrisch-polygonalen oder etwas quer oder aber stärker in Richtung der Blattlänge gestreckten, polygonalen und oft in Längsreihen angeordneten Zellen. Stomata fehlen. Zwischen den Epidermiszellen sind die relativ kleinen Sekretzellen eingeschaltet, die ziemlich zahlreich auf beiden Blattseiten, namentlich am Blattrand und über den Nerven, vorkommen.

asiaticas, III, 1851, p. 176), anscheinend glatt (18, Cunington, p. 367). *Stratiotes*: P. kugelig, mit 75 $\mu$ Durchm. u. zahlreichen feinen, langen Stacheln auf der Exine (s. auch 17, Schencke, p. 18 u. Fig. 26). *Ottelia*: s. oben. *Boottia* (*B. Schinziana*): P. kugelig, mit 75—90 $\mu$ Durchm. u. reichlich u. fein stacheliger Exine. *Hydrocharis* (*H. morsus ranae*): P. kugelig, mit 24—33 $\mu$ Durchm. u. zahlreichen kurzen Stächelchen auf der Exine. *Hydromystria* (*H. stolonifera*): P. kugelig, mit 36—42 $\mu$ Durchm. u. einer nur bei sehr starker Vergrößerung kleinwabig erscheinenden Exine.

Sie liegen meist einzeln, selten zu zwei beisammen und nehmen mit kleinerer Stelle, als ihr Umriß bei tiefer Einstellung ist, an Bildung der Blattoberfläche teil. Ihr Inhalt färbt sich mit Jodjodkaliumlösung schön gelb und verändert sich sodann auf Zusatz von verdünnter Schwefelsäure nur wenig; in Alkohol löst er sich. Das Mesophyll ist in der Längsrichtung des Blattes von luftgangartigen Interzellularen durchzogen, welche durch Querwände, zum Teil einzellschichtige perforierte Diaphragmen mit sehr kurzarmigen, flachen Zellen, in der Flächenansicht in längsgestreckte, viereckige Lakunen gefeldert sind. Diese Interzellularen stoßen nach oben und unten direckt an die Epidermis an; ihre Längswände bestehen aus Mesophyllstreifen, die nur eine Zelle breit sind und deren Zellen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind. Zwischen den Zellen der Längswände trifft man ziemlich oft die analogen, quergestreckten und breiter- oder schmäler-ellipsoidischen oder kugeligen Sekretidioblasten an, wie bei *Ottelia*. Gelbliches erhärtetes Sekret haftet ihren in die Interzellularräume ragenden Wandteilen an. In den Nerven kommen Faserzellen vor. Ein massives Faserzellenbündel aus dick- und zellulosewandigen, englumigen Zellen grenzt an den beiden Längseiten des Blattes eine sehr schmale, bis auf die Randkantenzellenreihe zweizellschichtige Randpartie der Blattspreite ab. Der Blattrand ist deutlich und reichlich sägezähnig; an der Bildung der Zähne sind neben einem längeren spitzen Haar Zellen der beiderseitigen Epidermis beteiligt.

2. *B. Schinziana* Aschers. et Gürke, Baum n. 109, Kunene-Sambesi-Expedition, H. M. Die Struktur der Epidermis ist auf den beiden Blattseiten eine verschiedene. Die Epidermiszellen der Oberseite sind in der Flächenansicht ziemlich klein und isodiametrisch und zeigen bei hoher Einstellung kleinzackig gebogene Seitenränder und leistenförmige Vorsprünge in deren Winkelscheiteln, bei tiefer Einstellung geradlinige Seitenränder. Die Epidermiszellen der Unterseite sind in der Flächenansicht rundlich-polygonal und nicht viel größer. Die oberseitige Epidermis enthält zahlreiche, auf größeren Stücken der Blattfläche mit dem Spalt parallel zueinander und parallel zur Längsrichtung der Spreite gestellte Schließzellenpaare, deren Schließzellen nur sehr schwache Eisodialleisten haben und fast immer und beiderseits von einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet sind. In der unterseitigen Epidermis befinden sich zahlreiche Sekretzellen (Fig. 50), die einen kleineren Umriß als ihre Nachbarzellen haben, mit meist rundlicher oder polygonaler, kleinerer Fläche an Bildung der Blattoberfläche teilnehmen und ziemlich tief in die Interzellularen des Blattes vordringen. Ihr helles Sekret färbt sich mit Kalilauge weingelb, ebenso schöngelb mit Jodjodkaliumlösung, sodann auf Zusatz von verdünnter Schwefelsäure braun; im Alkohol löst es sich. Das Mesophyll (Fig. 50) ist bifazial gebaut. Die obere Hälfte desselben, mit etwa zwei Drittel der Blattdicke, wird im wesentlichen von einem mehr- und unregelmäßig-schichtigen Palisadengewebe aus ziemlich langgestreckten und dünnwandigen Zellen gebildet, die untere, welche dem Schwammgewebe entspricht,

schließt eine Schicht von relativ großen Luftlücken ein, die subepidermal liegen und durch meist nur eine Zelle breite Gewebelamellen voneinander getrennt sind. In der oberen Mesophyllhälfte befindet sich unter der oberseitigen Epidermis ein fast geschlossenes ein- bis mehrschichtiges Hypoderm von ganz besonderer Ausbildung (Fig. 50). Dasselbe ist fast nur durch die Atemhöhlen der Spaltöffnungen unterbrochen. Es setzt sich im wesentlichen aus zweierlei Zellen zusammen, aus solchen, welche in der Flächenansicht mehr oder weniger längsgestreckt erscheinen, daher im Blattquerschnitt rundlich entgegentreten und außerdem zu mehreren übereinander gelagert sind, dann aus solchen, die im Flächenschnitt rundlich begrenzt sind und im Querschnitt strebepfeilerartig die obere Mesophyllhälfte durchsetzen. Die Wände der Hypodermzellen sind ziemlich dick und stark lichtbrechend, wie die Wände von typischem Kollenchym; sie bestehen aus Zellulose. Die unterste Zellage der oberen Mesophyllhälfte setzt sich aus niederen parenchymatischen Zellen zusammen, welche etwas dickere Wände wie die Palisadenzellen haben, in der Fläche rundlich sind und ganz kleine dreieckige Interzellularen zwischen einander haben. Diese Zellen sind zusammen mit dem Begleitparenchym der Nerven und den Enden der strebepfeilerartigen Hypodermzellen an dem Gewölbebau der unterseitigen Luftlücken beteiligt und bilden mit jenen, sowie mit den vertikalen Scheidewänden der Luftlücken zusammen das mechanische Gerüste des Blattes. Über die Zellen der die Luftlücken trennenden, meist nur eine Zelle breiten Scheidewände ist anzuführen, daß sie auf dem Flächenschnitt des Blattes nicht oder sehr wenig gestreckt entgegentreten und im Blattquerschnitt mehr oder weniger deutlich die Form des I-Trägers zeigen. Zwischen den gewöhnlichen Zellen der Scheidewände finden sich in großer Zahl die haarartigen Sekretidioblasten (Fig. 50—53). Diese sind gewöhnlich schmal-elliptisch und mit ihrer Längsachse quer zur Scheidewand gestellt, so daß sie mit ihren seitlichen, von einer Sekretkugel bedeckten Hälften in die Interzellularräume hineinragen. Zuweilen haben sie eine etwas andere Gestalt, die Form eines T oder +-Zeichens, indem sie in der Mitte ihrer Längsseite und senkrecht zu dieser, einseitig oder beiderseitig, ausgebuchtet sind. Die Leitbündel der großen Nerven enthalten einen deutlichen Interzellulargang anstelle der Gefäße. Sie werden, wie zum Teil auch die Leitbündel der kleineren Nerven, fast allseitig von weitlumigen, faserartig gestreckten Zellen umhüllt, deren Wände gleiche Beschaffenheit wie die der hypodermalen Zellen haben. Stellenweise ließen sich in den Leitbündeln spiralig verdickte Tracheen beobachten. In der nach unten vorspringenden Mittelrippe liegen unter dem großen Leitbündel noch kleinere, von mehr kollenchymartigen Gewebe umschlossene, seitlich von diesem zwei übereinandergestellte Reihen in Richtung der Rippe gestreckter Luftgänge; über dem großen Leitbündel Palisadengewebe und hypodermales Gewebe. Kalkoxalat ist besonders reichlich im Palisadengewebe, aber auch in den Mesophyllzellen der unteren Blatthälfte ausgeschieden, und zwar in Form sehr kleiner, doppeltbrechender, meist viereckiger Kristallkörper.

3. *B. Aschersoniana* Gürke, Baum n. 772, Kunene-Sambesi-Expedition, H. M. Die Epidermiszellen sind, abgesehen von der Basis der Emergenzen, in der Flächenansicht breit- und langgestreckt-vierseitig und parallel zur Längsrichtung des Blattes in Längsreihen angeordnet. Stomata fehlen. Das Mesophyll besteht aus Zellen, die in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind. In gleicher Richtung gestreckte Interzellularen durchziehen das Mesophyll. Der in Form eines niederen Dreiecks gestaltete Querschnitt durch den oberen Teil des Blattes zeigt in der Circumferenz des von einem einschichtigen Mesophyllzellenmantel umhüllten medianen Leitbündels einen Kreis von weiten Luftgängen; n den beiden breiteren, von je zwei Leitbündelsträngen durch-

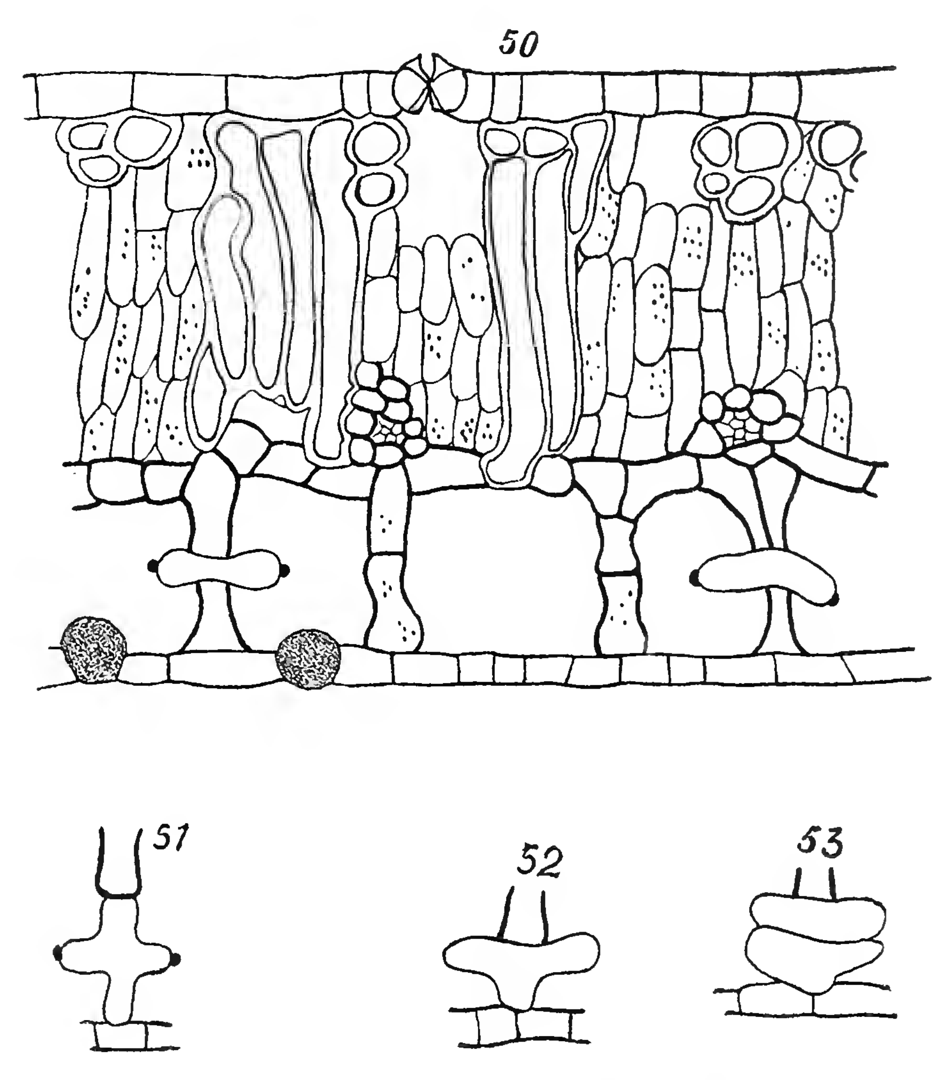



Fig. 50—53. *Boottia Schinziana.*
Fig. 50. Blattquerschnitt. Fig. 51—53. Sekretzellen.

zogenen Blattflanken sieht man auch Luftgänge, im Anschluß an die vorigen, beiderseits je einen weiten, dann gegen den Blattrand zu, an der Innenseite des größeren „inneren“ (d. h. der Mittelrippe zunächst gelagerten) Lateralbündelstranges meist zwei kleinere übereinander oder an ihrer Stelle einen größeren, dann jenseits des inneren Leitbündels noch einen Luftgang; der schmale, von nur einem Leitbündel durchzogene Rückenflügel des Blattes schließt keinen Luftgang ein. Die Luftgänge sind voneinander durch einzellschichtige Mesophyllamellen getrennt, von der Epidermis zumeist durch zwei Mesophyllzellagen. Sie sind von typisch perforierten Querdiaphragmen durchsetzt, deren Zellen dicke und getüpfelte

Wände haben. Die Leitbündel der großen Nerven haben an Stelle der Gefäße einen Interzellulargang und sind von ziemlich dick-, weiß- und zellulosewandigen, im Mittelnerv ziemlich weitlumigen und zusammengedrückten, in den größeren Lateralnerven etwas engerlumigen Faserzellen umstellt. Vereinzelt wurden auch spiralig-verdickte Tracheen beobachtet. Das Grundgewebe des Blattes ist auch an der Bildung der zahnartigen Emergenzen des Blattrandes beteiligt, welche von einem ziemlich kurzen und breiten einzelligen Haar gekrönt sind. Von den beiden Sekretzellentypen kommt nur der epidermale vor. Die Sekretzellen finden sich namentlich an den Blattkanten und unterscheiden sich durch ihre rundliche Gestalt und geringere Größe von den gewöhnlichen Epidermiszellen. Sie nehmen mit einer kleineren rundlichen Stelle an Bildung der Blattfläche teil und dringen, sich keilförmig verbreiternd, ziemlich tief in das Blatt ein. Ihr heller Inhalt ist wieder in Alkohol löslich; mit Jodjodkaliumlösung tritt Gelbfärbung ein, die sich wenig nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure verändert; Kalilauge bewirkt keine Gelbfärbung. Kalkoxalat findet sich in Form längerer nadelförmiger Kristalle und nicht spärlich im Mesophyll.

## 12. **Hydrocharis.**

Die Blätter dieser Gattung sind bekanntlich langgestielt, die Spreiten nierenförmig-kreisförmig und von mehreren Hauptnerven durchzogen, sowie von feineren Nerven annähernd parallel und quer zu den Hauptnerven. In anatomischer Hinsicht sind die folgenden Merkmale für die Gattungscharakteristik hervorzuheben: Der bifaziale Blattbau mit deutlichem mehrschichtigem Palisadengewebe auf der Oberseite und mit großen, in der Flächenansicht polygonalen und durch einzellschichtige Wände getrennten Luftkammern in der unteren Mesophyllhälfte, Spaltöffnungen mit parallelen Nebenzellen, das Vorkommen von typischen Spiral- und Ringtracheen in den Nerven und von kleineren Nerven mit verkehrt orientierten Leitbündeln (mit Holzteil nach unten) neben solchen mit normal orientierten, das Auftreten von meist kugeligen, im Herbarmaterial mit braunem Inhalt erfüllten Sekretzellen, die blasig in die Interzellularräume vorspringen, und von kleinen Kristallkörpern aus Kalkoxalat (diese bei *H. asiatica*). Neben den „braunen" Sekretzellen finden sich nur bei *H. morsus ranae* in der unterseitigen Epidermis noch andere Sekretzellen, welche im lebenden und getrockneten Material einen hellen Inhalt aufweisen, wenig idioblastenartig hervortreten und durch die Gelbfärbung ihres Sekretes mit Kalilauge oder Javellescher Lauge leicht wahrgenommen werden können.

Im folgenden bespreche ich zunächst die Blattanatomie von *H. morsus ranae*, die bisher nur sehr ungenügend untersucht war. Die Sekretzellen und die inverse Struktur eines Teiles der Nervenleitbündel waren gänzlich übersehen und nicht einmal der Spaltöffnungstypus festgestellt. Im Anschluß an *H. morsus ranae*

wird dann von *H. asiatica* die Rede sein, welche in Hooker, Flora of Brit. India, V, 1888, p. 662 und noch im Index Kewensis mit Unrecht (siehe darüber 15, Ascherson und Gürke, p. 258) mit *H. morsus ranae* vereinigt wird.

Die Blätter von *H. morsus ranae* sind im normalen Fall typische Schwimmblätter. Ihre oberseitige Epidermis besteht aus Zellen, die in der Flächenansicht ziemlich klein sind und bei hoher Einstellung zackige, bei tiefer geradlinige Seitenränder zeigen. Sie allein enthält zahlreiche Stomata, die ziemlich regellos angeordnet und einzeln über den ziemlich weiten Atemhöhlen gelagert sind; die Schließzellenpaare sind rechts und links von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet. Die unterseitige Epidermis setzt sich lediglich aus etwas größeren Zellen mit geradlinigen oder schwach gebogenen Seitenrändern zusammen. Die obere Blatthälfte wird von einem unregelmäßig-dreischichtigen, von den Atemhöhlen durchsetzten Palisadengewebe eingenommen, dessen Zellen zumeist nicht sehr langgestreckt und ziemlich breit sind. Darunter folgen gewöhnliche niedere Parenchymzellen, welche auch das Gewölbe der großen Luftkammern der unteren Blatthälfte bilden. Die Zellen des Gewölbes zeigen in der Flächenansicht rundlichen Umriß oder schwach gewellte Seitenränder und nehmen ganz kleine Interzellularen zwischen sich. Die Luftkammern treten für gewöhnlich auf dem Querschnitt in einer Reihe entgegen, sind voneinander durch vertikal zur Blattfläche gestellte, nur eine Zellage dicke und nur vereinzelt von sehr kleinen dreieckigen Interzellularen durchsetzte Gewebeplatten aus flachen Zellen mit deutlich gewellten Seitenrändern getrennt und nach unten direkt von der unterseitigen Epidermis bedeckt. Nur stellenweise, in Berührung mit den Leitbündeln der größeren Nerven, finden sich zwei kleinere Luftkammern oder eine größere und eine kleinere übereinander. Eine ganz außerordentliche Höhe erreichen zuweilen diese Lufträume oberhalb der Insertionsstelle des Blattstiels, da, wo die Blattspreite zu beiden Seiten des Mittelnerven eine blasige Anschwellung zeigt. Die flachen Zellen der Scheidewände dieser hohen Lufträume besitzen schwächer gewellte Seitenränder und sind in der Richtung der Blattdicke gestreckt; hier und dort ist eine Luftkammer durch eine zur Blattfläche parallele Scheidewand geteilt. Die untersten, subepidermalen Zellen der die Lufträume voneinander trennenden Scheidewände enthalten in den ausgewachsenen Blättern Anthocyan, wodurch die Lufträume schon dem freien Auge in der Flächenansicht als ein purpurrot begrenztes Netz entgegentreten. Die Nerven enthalten in ihren Leitbündeln typische Ring- und Spiraltracheen. Im Holzteil der größeren beobachtet man in der Regel auch einen weiten Luftgang mit abortierten Tracheen. Die Nervenleitbündel sind von einer mehr oder weniger deutlichen größerzelligen Parenchymscheide umschlossen und am Holz- und Bastteil oder nur an dem letzteren von einer größeren oder kleineren Zahl weitlumiger und relativ dünnwandiger Faserzellen begleitet. Besonders hervorhebenswert ist, daß ein Teil der kleinen Nerven mit Bezug auf Holz- und Bastteil ver-

kehrt orientiert ist. Diese inversen Nerven verlaufen annähernd parallel zu den Hauptnerven, liegen in einem etwas höheren Niveau des Blattes, wie die anderen Nerven und kreuzen die die Hauptnerven verbindenden Quernerven; sie stehen zuweilen durch eigene Seitennerven mit den Hauptnerven in Verbindung. *H. morsus ranae* besitzt die beiden Typen von Sekretzellen, die epidermalen „hellen" und die „braunen". Die ersten befinden sich nur in der unterseitigen Epidermis, namentlich über den Scheidewänden der Luftkammern, selten über den Luftkammern selbst, meist einzeln, selten zu 2 nebeneinander. Sie sind zuweilen in der Flächenansicht etwas größer als die gewöhnlichen Epidermiszellen; auch nehmen sie mit einer Stelle, die etwas kleiner als ihr Umriß bei tiefer Einstellung ist, an der Bildung der Blattfläche teil. Ihr Inhalt ist in der lebenden Pflanze hell, hell auch oder doch nur etwas bräunlich in der getrockneten[1]); Chloroplasten fehlen. Mit Jodjodkaliumlösung färbt sich das Sekret schön gelb, sodann auf Zusatz von verdünnter Schwefelsäure oft rotbraun. Eine gleich schöne Gelbfärbung des Sekretes wird durch Kalilauge und auch Javellesche Lauge verursacht; nach längerer Einwirkung der letzteren verschwindet die Gelbfärbung, — das Sekret ist weiß und eine Gelbfärbung ist dann auch mit Kalilauge nicht mehr zu erzielen. Nach längerem Liegen im Alkohol löst sich das Sekret; Protoplasmaschlauch und Zellkern bleiben zurück. Mit Dämpfen von Salpetersäure löst sich der sekretorische Inhalt unter Zusammenziehung von der Zellwand ab; er erscheint fast fest, gelblich und homogen oder etwas trübe. Mit Vanillinsalzsäure oder auch konzentrierter Salzsäure allein tritt nur in den dickeren Teilen des Flächenschnittes, in welchen die subepidermale anthocyanhaltige Zellschicht erhalten ist, eine schöne Rosafärbung des Sekretes auf, die nach einiger Zeit verschwindet, gleichwie bei *Elodea densa* (s. p. 55), mit der Einwirkung der Reagenzien auf das Anthocyan zusammenhängt und nicht als Lindtsche Reaktion angesprochen werden darf. Die „braunen" Sekretzellen fand ich nur einmal in der Blattspreite und zwar in dem über der Blattstielinsertionsstelle gelegenen und blasig angeschwollenen Teil, dagegen immer in den Scheidewänden (namentlich in den perforierten Querdiaphragmen, selten in den Längswänden) der Blattstielluftgänge. Sie sind kugelig, liegen meist einzeln, selten zu 2 beisammen und springen in die Interzellularräume vor. Nur im getrockneten Material ist ihr Inhalt braun bis rotbraun, im lebenden (Blattstiel) hell und lichtbrechend, häufig auch durch Anthocyan, das auch sonst im Blattstielgewebe vorkommt, rosafarben. Nach außen vom Sekret ließen sich manchmal in dem lebenden Material deutliche schwach gefärbte Chlorophyllkörner erkennen. Mit Kalilauge wird das Sekret in den anthocyanhaltigen Zellen bläulich, dann weiß und gequollen, schließlich erscheint es verdichtet; Gelbfärbung tritt nicht

---

[1]) Im Herbst mit dem Absterben der Blätter färbt sich das Sekret auch bräunlich und zeigt dann gegenüber dem frischen hellen Sekret auch deutliche Gerbsäurereaktion.

ein. Mit Eisenchloridlösung tritt die Gerbsäurereaktion in einem Teil der Zellen sofort, im anderen erst nach längerer Einwirkung ein. Mit Javellescher Lauge und mit Dämpfen von Salpetersäure setzt sich die helle Farbe des Sekretes alsbald in schönes Rotbraun um. Mit Jodjodkaliumlösung wird das Sekret braun und vakuolig; auch Fällungen treten auf. Mit Vanillinsalzsäure färbt sich das Sekret blutrot und diese Färbung erhält sich nach vielstündigem Liegen der Präparate. Bemerkenswert ist, daß auch mit konzentrierter Salzsäure allein eine Rot-, manchmal sogar eine Purpurrotfärbung eintritt und daß selbst nach mehrstündigem Liegen der Präparate, wenn die Färbung ins Braune umschlägt, der Stich im Rot erhalten bleibt; das Anthocyan ist bei dieser Färbung nicht beteiligt. Kalkoxalatkristalle habe ich nicht gesehen. Achselschüppchen aus zwei Zellagen, welche Schleim ausscheiden, hat Schilling (18) an der Basis junger Blätter konstatiert.

*H. asiatica* ist eine selbständige Art. Dafür sprechen schon die Angaben von Maximowicz bei Ascherson und Gürke (15) über anders beschaffene Staubblätter und Narben, dann auch die Beschaffenheit der Stipeln — ganz: „stipula adnata“ und nicht geteilt: „stipulae laterales“ — bei Glück (Die Stipulargebilde der Monokotyledonen, in Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. VII, 1901, S. A. p. 3 und 21 sqq., Taf. I und II). Dazu kommen einige nicht unwesentliche Verschiedenheiten in der Blattstruktur, wie aus den folgenden Angaben hervorgeht. In erster Linie ist das Vorkommen der Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten zu erwähnen; unterseits liegen sie einzeln oder zu mehreren über jeder Luftkammer. Oberseits ist die gegenseitige Lagerung der Stomata stellenweise eine parallele, unterseits eine ziemlich regellose. Aus dem Auftreten der Spaltöffnungen auf der Unterseite geht hervor, daß die Blätter der von mir untersuchten Pflanze Luftblätter und keine Schwimmblätter sind. Das ist bemerkenswert, einmal deshalb, weil über die nähere Natur von *H. asiatica* als Wasser- oder Sumpfpflanze in der Literatur nichts gesagt ist, sodann, weil aus der kräftigen Entwicklung — die Blattstiele messen bis über 13 cm, die Breitendurchmesser der Spreiten bis $6^1/_2$ cm — unter Berücksichtigung der bekannten Arbeit von Glück (Biolog. und morpholog. Untersuch. über Wasser- und Sumpfgewächse, 2. Teil, 1906, p. 171—172 und Taf. VI, Fig. 74—75) hervorgeht, daß die mir vorliegende Pflanze von *H. asiatica* keine Landform von *H. morsus ranae* sein kann. Die von Glück gezogenen und auch im Freien angetroffenen Landpflanzen der letzteren Art sehen ganz anders aus, nämlich nur wie rudimentäre Pflanzen[1]). Bezüglich der Sekretzellen ist anzuführen, daß die epidermalen gänzlich fehlen und daß die anderen, die braunen, im ganzen Mesophyll vorkommen, in der oberen, namentlich vom Palisaden-

[1]) Aus Endknospen von Ausläufern gezogene kleine Landpflänzchen trugen nur oberseits Stomata. Dazu sei übrigens bemerkt, daß Wollenweber (20) für ein aus dem Wasser hervorragendes Blatt von *H. morsus ranae* „einige Stomata“ und „wellige Umrisse der umgebenden Zellen“ unterseits angibt.

gewebe eingenommenen Blatthälfte, wie in der unteren, dort in den Scheidewänden der oft zu 2—3 übereinander gelagerten Luftkammern. Die rotbraunen Idioblasten haben gewöhnlich dieselbe Gestalt, wie bei *H. morsus ranae*; doch sah ich auch einzelne mehr schlauchförmige im Palisadengewebe. Kalkoxalat ist sehr reichlich in Form von ganz kleinen Kristallkörpern ausgeschieden, die zu mehreren in jeder Mesophyllzelle vorkommen. Die oberseitigen Epidermiszellen haben dieselbe Beschaffenheit, wie bei *H. morsus ranae*, die unterseitigen deutlich gewellte Seitenränder. Die Leitbündel der größeren Nerven sind beiderseits von ziemlich weitlumigen und mäßig dickwandigen Faserzellen begleitet, die kleineren von einzelnen oder wenigen auf der Bastseite. Verkehrt orientierte kleinere Leitbündel finden sich auch bei *H. asiatica*.

Anhangsweise mag erwähnt sein, daß bei *H. morsus ranae* in ähnlicher Weise, wie bei *Ottelia*, das Innere der Fruchtknotenhöhlung mit einer zähen Schleimmasse angefüllt ist. Diese quillt mit Wasser auf, ist optisch inaktiv, wird bei Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure zuerst blau oder stellenweise violett, während bei längerer Einwirkung diese Färbung verschwindet und im großen und ganzen einer gelblichen Platz macht. Der Schleim tingiert sich schön mit Anilinblaulösung, dagegen nur schwach mit Methylenblau. Besondere den Schleim produzierende Zellgruppen sind hier nicht vorhanden; es wird vielmehr die Epidermis der ganzen Innenwand, einschließlich der 6 gegen das Zentrum der Fruchtknotenhöhlung vorspringenden Plazentarlamellen von Schleim sezernierenden subpapillösen Zellen gebildet.

Untersuchungsmaterial: *H. morsus ranae* L., pl. v. et s., Erlangen. — *H. asiatica* Miq., Maximowicz. Iter II, Japonia, H. M.

Literatur: 2. Chatin, p. 6—10 u. pl. II—III; 18. Schilling, p. 335; 20. Wollenweber, p. 17—18; 21. Weinrowsky, p. 36; 22. Kirchner, Löw und Schroeter, p. 707—714.

## 13. **Limnobium.**

Die einzige Art, *L. Spongia* (Bosc) Rich., besitzt nach den Ausführungen von Bosc (in Ann. du Mus. d'hist. nat. IX, 1807, p. 396—398 und pl. 30), sowie von A. Richard (in Mém. de l'Institut de France 1811, Sec. partie, 1814, p. 32 und pl. 8) zuerst kürzer gestielte Blätter mit schwimmenden, den Blattflächen von *Hydrocharis morsus ranae* oft zum Verwechseln ähnlichen Spreiten und entwickelt später mit den Blüten länger gestielte und über dem Wasser sich erhebende Blätter, deren Spreiten am Grund nur schwach herzförmig sind. Die Spreiten der Schwimm- und Luftblätter haben die gleiche Nervatur, wie bei *Hydrocharis*. Das von mir untersuchte Herbarmaterial von Curtiss zeigte lediglich die Blätter der zweiten Form, während mir Schwimmblätter und nur diese von lebenden, durch Haage und Schmidt bezogenen Pflanzen zur Verfügung waren. Die anatomische Struktur des Blattes[1])

[1]) *L. Spongia* war bisher in anatomischer Hinsicht nicht untersucht. Was Chatin (2) unter „Limnobium Spongia Auct." vorgelegen hat, war nach der Herkunft des Materials (Surinam!, während *L. Spongia* nur in Nordamerika vorkommt,) *Hydromystria stolonifera* W. Meyer (näheres s. unter *Hydromystria*).

ist eine ähnliche, wie bei *Hydrocharis*. Der Blattbau ist in den beiden Blattformen bifazial mit oberseitigem, zwei- oder mehrschichtigem Palisadengewebe und mit weiten, durch einzellschichtige Wände voneinander getrennten Interzellularräumen über der unterseitigen Epidermis. Die Spaltöffnungen sind auf beiden Längsseiten von je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle begleitet. Die Leitbündel enthalten typische Spiraltracheen und es finden sich, wie bei *Hydrocharis*, kleinere verkehrt orientierte Leitbündel. Die „braunen" Idioblasten fehlen auch nicht. Sie kommen in den Schwimmblättern nur im Blattstiel, in den Luftblättern auch in der Spreite vor. In den letzteren allein enthält die unterseitige subepidermale Zellschicht idioblastenartige Sekretzellen mit anderem Inhalt, nämlich solche, welche sich vor den braunen ganz wesentlich durch ihre beträchtlichere Größe und den hellen, in Alkohol löslichen und mit Alkalien sich gelbfärbenden Inhalt auszeichnen. Auch das Vorkommen von Kalkoxalat in Form von kleinen sandartigen bis nadelförmigen Kristallkörpern ist an dieser Stelle zu verzeichnen.

Über die genauere Struktur der Schwimmblätter ist folgendes anzuführen. Die unterseitigen Epidermiszellen sind in der Flächenansicht ziemlich groß polygonal; die oberseitigen sind kleiner, ihre Seitenränder bei hoher Einstellung deutlich kleinwellig, bei tiefer gerade. Die Spaltöffnungen finden sich nur oberseits. Sie sind in größeren Arealen parallel zueinander gelagert und mit parallelen Nebenzellen versehen. Die obere Hälfte des Mesophylls besteht aus einem zweischichtigen breit- und kurzgliedrigen palisadengewebeähnlichen Parenchym, das die Atemhöhlen einschließt, dann aus mehr rundlichzelligem Parenchym mit Luftlücken in 1—2 Reihen auf dem Querschnitt, während die untere die weiten subepidermalen Luftlücken in einer Reihe enthält, die voneinander durch einschichtige Vertikalwände getrennt sind, deren Zellen in der Flächenansicht wenig gebogene Seitenränder und dazwischen kleine Interzellularen zeigen. Das Gewölbe der großen Luftkammern und die Abgrenzung der unteren Mesophyllhälfte nach oben wird von einer Parenchymschicht gebildet, deren Zellen grob undulierte Seitenränder haben, auch kleine Interzellularräume zwischen sich nehmen. Die größeren, stets normal orientierten Leitbündel sind beiderseits von einem Sklerenchymfaserbogen begleitet; die kleineren der oberen Mesophyllhälfte zeigen den Holzteil nach unten, den Bastteil nach oben gerichtet und besitzen beiderseits oder nur am Bast- oder Holzteil einige Sklerenchymfasern. Die Sklerenchymfasern sind nie sehr englumig. Die an meinem Material[1]) auf der unteren Blattseite sichtbare, rote Felderung ist dadurch bewirkt, daß die Zellen der untersten Mesophyllzellschicht Anthocyan enthalten. Von Sekretzellen finden sich nur die „braunen" Idioblasten und diese nur im Blattstielgewebe. Sie liegen dort namentlich in den perforierten Querdia-

[1]) Nach Ascherson und Gürke (15) sind die Blätter öfters unterseits schwammig aufgetrieben, wie bei *Hydromystria* (s. auch Bosc und Richard, ll. cc.).

phragmen der Lufträume, sind kugelig und springen in die Interzellularräume vor. Ihr Sekret ist in der lebenden Pflanze hell oder durch Anthocyangehalt rötlich bis intensiv rot gefärbt. Mit Dämpfen von Salpetersäure und ebenso mit Javelle scher Lauge färbt es sich rotbraun. Mit Eisenchloridlösung tritt Gerbstoffreaktion ein. Mit Vanillinsalzsäure färbt sich das Sekret blutrot; die Farbe erhält sich 24 und mehr Stunden. Mit reiner Salzsäure tritt eine mehr hellbraunrote, zuweilen auch eine blutrote Färbung ein, die sich lange Zeit erhält und die ich deshalb nicht dem Anthocyan zuschreiben kann. „Myriophyllin“ scheint übrigens nicht nur in den Idioblasten, sondern auch sonst im Blattgewebe vorzukommen.

Die Luftblätter besitzen eine unterseitige Epidermis, die sich aus Zellen mit schwach- und kleinwellig gebogenen Seitenrändern und zahlreichen Spaltöffnungsapparaten zusammensetzt. Die oberseitigen Epidermiszellen haben kleinzackige Seitenränder, die bei tiefer Einstellung geradlinig sind, und schließen ebenfalls viele, nur etwas kürzere Schließzellenpaare ein. Die Spaltöffnungen beider Blattflächen verhalten sich bezüglich ihrer gegenseitigen Lagerung und der Nebenzellen, wie die der Schwimmblätter; unterseits liegen sie in der Regel zu mehreren über jeder Luftkammer. Die obere Hälfte des Mesophylls besteht in ihrem oberen Teil aus einem etwa vier- und unregelmäßig-schichtigen Palisadengewebe, mit den Atemhöhlen zwischen den Zellen, in ihrem unteren Teil aus rundlichzelligem Parenchym. Die Grenzschicht der beiden Mesophyllhälften, die das Gewölbe der großen, in der unteren Hälfte gelegenen, subepidermalen Luftkammern bildet, ist etwas anders beschaffen, wie in den Schwimmblättern; sie zeigt in der Fläche rundliche Zellen mit ein klein wenig größeren Interzellularräumen. Die Vertikalwände zwischen den weiten Luftkammern sind wieder nur eine Zelle dick. Die größeren und kleineren Leitbündel der Nerven sind gewöhnlich beiderseits mit Sklerenchymfasern von derselben Beschaffenheit, wie in den Schwimmblättern, versehen; die kleineren der oberen Blatthälfte wieder invers, mit dem Holzteil nach unten gerichtet. Sekretzellen[1]) finden sich zweierlei in den Scheidewänden der unteren Mesophyllhälfte, nämlich kleinere mit einem Durchmesser von 30—42 $\mu$ und mit gelbbraunem, gerbstoffhaltigem Inhalt, der sich mit Eisenchloridlösung schwärzt und mit Vanillinsalzsäure (aber nicht mit Salzsäure allein) eine braunrote Tinte annimmt und größere mit einem Durchmesser von 54—70 $\mu$ und mit hellem, stark lichtbrechendem Inhalt, der mit Kalilauge und Javellescher Lauge und ebenso mit Jodjodkaliumlösung gelb wird, mit Eisenchloridlösung sich nicht verändert und in Alkohol löst. Die beiden Arten von Sekretzellen sind meist kugelig und ragen mit konvexen Flächen in die Interzellularräume hinein. Oft liegen auch zwei braune oder zwei oder drei helle oder eine braune und

[1]) Die folgenden Angaben beziehen sich, wie nochmals hervorgehoben werden soll, auf Herbarmaterial.

eine helle Sekretzelle dicht nebeneinander. Das Vorkommen der hellen, aber nicht der braunen, ist auf die unterseitige subepidermale Zellage beschränkt. In den Blattstielen sah ich nur größere und kleinere gelbbraune Idioblasten.

Untersuchungsmaterial: Curtiss n. 2749. N. W. Florida, H. M.; pl. v. foliis natantibus, Haage u. Schmidt.

## 14. Hydromystria.

Von *H. stolonifera* F. G. W. Meyer konnte ich langgestielte Luftblätter mit großer, fast kreisrunder Spreite, die sich keilförmig in den Blattstiel verschmälert, an einem von Sintenis gesammelten Herbarexemplar, sowie die kurzgestielten und mit kleinerer, schwach herzförmiger, unterseits schwammig aufgetriebener Spreite versehenen Schwimmblätter der unter dem Namen *Trianea bogotensis* in unseren Glashäusern kultivierten Pflanzen untersuchen. Auch in anatomischer Beziehung steht *Hydromystria*, *Limnobium* und *Hydrocharis* nahe; sie teilt mit ihnen die folgenden Strukturverhältnisse des Blattes: Schließzellenapparate, rechts und links mit je einer zum Spalt parallelen Nebenzelle, bifazialen Blattbau mit oberseitigem Palisadengewebe und einem unterseitigen, namentlich eine Schicht weiter subepidermaler Luftkammern einschließenden Schwimmgewebe, typische Spiraltracheen in den Nervenleitbündeln und das Vorkommen von kleineren, verkehrt orientierten Leitbündeln in der oberen Mesophyllhälfte. Dagegen fehlen typische Sekretzellen bei *Hydromystria* vollkommen, sowohl in der Blattspreite, wie im Blattstiel.

Die Schwimmblätter sind dick und unterseits schwammig infolge der Ausbildung der unteren Mesophyllhälfte zu einem Schwimmgewebe bis auf eine ganze schmale Randzone des Blattes. Nach Wegnahme der unterseitigen Epidermis durch einen Flächenschnitt treten unterseits die senkrecht zur Blattfläche gestellten prismatischen Interzellularräume entgegen, welche in der Umgebung der Insertionsstelle des Blattstiels sehr hoch sind und von da aus gegen den Blattrand zu sukzessiv an Höhe abnehmen. Die unterseitige Epidermis zeigt in der Flächenansicht polygonale Zellen und keine Stomata. Die Längswände der prismatischen Interzellularen sind im größten Teil ihrer Länge, nämlich abgesehen von ihren der unterseitigen Epidermis zunächst liegenden Teilen, in welchen kleine, normal orientierte Leitbündel verlaufen, nur eine Zelle dick; ihre Zellen sind in senkrechter Richtung zur Blattfläche gestreckt, mit grobwelligen Seitenrändern versehen und nur ganz selten von winzigen Interzellularen unterbrochen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind etwas kleiner, als die unterseitigen, ihre Seitenränder bei hoher Einstellung deutlich und kleinwellig, bei tiefer gerade. Die Spaltöffnungen sind auf der Oberseite nicht sehr zahlreich; sie liegen einzeln über den Atemhöhlen und sind auf größere Stücke der Blattfläche hin parallel zueinander. Die obere Mesophyllhälfte enthält ein zwei- bis dreischichtiges Palisadengewebe aus breit-

und kurzgliedrigen Zellen, dem sich nach unten ein lückiges Gewebe anschließt, dessen mehr isodiametrische und flache Zellen grobwellige Seitenränder und dazwischen kleine Interzellularen haben und die nur eine Zelle dicken Scheidewände zwischen den ziemlich großen, bis zu zwei in der Richtung der Blattdicke vorhandenen Interzellularräume bilden. Die Gewölbeschicht über den prismatischen Luftkammern wird aus ähnlich beschaffenen Zellen mit grobundulierten Seitenrändern gebildet. In der oberen Mesophyllhälfte sind größere und kleinere Leitbündel eingelagert, welche verkehrt orientiert und mitunter von ziemlich weitlumigen Sklerenchymfasern begleitet sind. Die großen Nervenleitbündel sind normal orientiert und besitzen beiderseits ziemlich weitlumige Faserzellen, am Holzteil gewöhnlich mehr. Auch sind die größeren und kleineren Leitbündel von einer mehr oder weniger hervortretenden Parenchymscheide aus ungleich großen Zellen umschlossen. Typische Sekretzellen fehlen in der Spreite, wie im Blattstiel. Im Blattstiel, besonders in den Querwänden der Lufträume trifft man Zellen an, welche infolge ihrer Rotfärbung durch Anthocyan idioblastenartig hervortreten. Ihr Inhalt färbt sich mit Javellescher Lauge und mit Dämpfen von Salpetersäure nicht braun. Danach können sie nicht den „braunen Idioblasten“ von *Hydrocharis* und *Limnobium* homolog sein. Es muß aber bemerkt werden, daß ein Teil ihres Inhaltes mit Vanillinsalzsäure, allerdings auch mit konzentrierter Salzsäure allein, sich blutrot färbt und daß die Färbung noch nach zwölf Stunden unverändert ist. In den mit Javellescher Lauge gebleichten Schnitten wurden hier und dort nadelförmige bis sandartige Kristallkörper (Kalkoxalat?) beobachtet. An der Basis der jungen Blätter hat Schilling (18) zweizellschichtige und Schleim sezernierende Achselschüppchen angetroffen.

Die Struktur der Luftblätter ist eine ähnliche, abgesehen namentlich von der Beschaffenheit der unterseitigen Epidermis und der geringeren Entwicklung der prismatischen Interzellularen der unteren Blatthälfte. Die oberseitigen Epidermiszellen haben kleinzackige oder kleinwellige, bei tiefer Einstellung geradlinige Seitenränder, die unterseitigen schwach kleinwellige. Die unterseitige Epidermis enthält gleich der oberseitigen Stomata, die aber etwas länger sind, und zwar deren mehrere über jedem Interzellularraum. Die Lagerung der Stomata ist beiderseits dieselbe, wie am Schwimmblatt. Der Blattquerschnitt zeigt in der Nähe der größeren Nerven bis drei große Interzellularräume übereinander. Die einschichtigen Gewebelamellen zwischen den Interzellularen, ebenso wie die Gewölbeschicht des ganzen Interzellularsystems bestehen aus Zellen mit mehr oder weniger stark gebogenen Seitenrändern und kleinen Interzellularen dazwischen. Das Gefäßbündelsystem hat dieselbe Beschaffenheit, wie in den Schwimmblättern. Es finden sich die inversen kleineren Leitbündel der oberen Mesophyllhälfte und ebenso die kleinen, normal orientierten und der unterseitigen Epidermis genäherten in den Scheidewänden der Lufträume. Die Sklerenchymfasern sind reichlicher, die Parenchymscheiden deutlicher entwickelt, wie im Schwimmblatt.

Untersuchungsmaterial: Sintenis n. 5779, Portorico, H. M.: *Trianea bogotensis* Karst., Hort. E.

Literatur: 2. Chatin, p. 10—12 u. pl. IV[1]; 14. Dammer, p. 1—17; 18. Schilling, p. 335.

## Inhaltsübersicht des speziellen Teiles.



## Verzeichnis der Figuren.



## Literatur.


1. Chatin, Mémoire sur le *Vallisneria spiralis* L., Paris 1855, 31 pp., 5 tab.
2. —, Anatomie comparée des végétaux, Livr. 1—2: Plantes aquatiques, 1856 u. 1862, p. 1—36, pl. I—XI.
3. Caspary, Die Hydrilleen, in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. I, 1858, p. 377–513 u. Taf. XXV—XXIX. (Siehe auch: Ders., in Bot. Zeitung, 1852, p. 685 u. 1856, p. 899—901.)
4. —, Über das Vorkommen der *Hydrilla verticillata* in Preußen etc., in Amtl. Ber. üb. d. XXXV. Versamml. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Königsberg 1860, ed. 1861, p. 293—310 u. Taf. IV—VII.
5. Irmisch, Über das Vorkommen von schuppen- od. haarförmigen Gebilden innerhalb der Blattscheiden bei monokotylischen Gewächsen, in Bot. Zeitung, 1858, p. 177—179. (Siehe auch Ders., in Bot. Zeitung, 1859, p. 356, Anm.)
6. Magnus, Anatomie der Meeresphanerogamen, in Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin, 1870, ed. 1871, p. 85 sqq.


[1] Das Untersuchungsmaterial von Chatin ist als *Limnobium Spongia* Auct., unter Hinzufügung von *L. Bosci* Rich., *Hydrocharis Spongia* Bosc und *Hydromystria stolonifera* W. Meyer als Synonyme, bezeichnet und seine Anatomie so ungenügend dargestellt, daß sich aus dieser allein nicht feststellen ließe, ob *Limnobium Spongia* Rich. oder *Hydromystria stolonifera* Meyer von Chatin untersucht worden ist. Aus der Anmerkung 2 auf p. 11, in welcher die Herkunft des Materials mit „Splitgerber, Surinam“ bezeichnet ist, geht aber hervor, daß Chatin *Hydromystria stolonifera* vorlag.

7. Horn, Zur Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Elodea canadensis*, in Arch. d. Pharmaz., Jahrg. 51, 1872, p. 426—433 u. Taf.
8. Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen, Stuttgart, 1876, p. 27—30.
9. De Bary, Vergleichende Anatomie, 1877.
10. Balfour, On the genus *Halophila*, in Transact. and Proceed. of the Bot. Soc. Edinburgh, XII, p. II, 1878, p. 290—343 u. pl. VIII—XII.
11. Müller, J. Fr., Die Entwicklung von *Vallisneria spiralis*, in Hanstein, Bot. Abhandl. III, 4, 1878, p. 31—70 u. Taf. 6—9.
12. Holm. Recherches anatomiques et morphologiques sur deux Monocotylédones submergées (*Halophila Bailloni* Asch. et *Elodea densa* Casp.), in Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. IX, n. 13, 1885, 24 pp., 4 pl.
13. Schenck, H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse, in Bibliotheca botan. H. 1, 1886.
14. Dammer, Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Organe von *Limnobium stoloniferum* Griseb. etc., Diss. Freiburg i. Br., 1888, 17 pp.
15. Ascherson u. Gürke, Hydrocharitaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam., T. II, Abt. 1, 1889, p. 241—242.
16. Sauvageau, Sur la feuille des Hydrocharidées marines, in Journ. de botan. IV, 1890, n. 15 u. 16, p. 269 u. 289 sqq. (Siehe auch Ders., La présence de diaphragmes dans les canaux aerifères de la racine, in Compt. rend. Paris, T. CVI, Janv.-Juin 1888, p. 78—79.)
17. Schencke, Über *Stratiotes aloides*, Diss. Erlangen, 1893, 28 pp. u. Taf.
18. Schilling, Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, in Flora, 78, 1894, p. 333—336.
19. Chauveaud, Structure de la racine de l'*Hydrocharis morsus ranae*, in Revue gén. de botan. IX, 1897, p. 305—312.
20. Wollenweber, Vergleichende Anatomie der Schwimmblätter, Diss. Freiburg i. Br., 1997, p. 17—18 u. 21—22.
21. Weinrowsky, Untersuchungen über d. Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen, Diss. Berlin, 1898, p. 19—20 u. 36.
22. Kirchner, Löw u. Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I. Abt. 1, 1908, p. 665—714.
23. Veres, Mihaly. Adatok a *Stratiotes aloides* L., ismeretéher, Diss. Budapest, 1908, 40 pp., 3 Taf. (Von mir nicht gesehen.)
24. Cunnington, Anatomy of *Enhalus acoroides*, in Transact. of the Linn. Soc. of London, Vol. VII, part 16, 1912, p. 355—371 u. pl. 36.


Botanisches Institut Erlangen, Oktober 1912.

---

# Die Variationskurven von Cornus mas L. und Aucuba japonica L.

Von

M. Nieuwenhuis—von Uexküll-Güldenband,
Leiden (Holland).

Bevor ich mit meinen eigenen Untersuchungen beginne, erlaube ich mir eine kurze einleitende Betrachtung über die wichtigsten bis jetzt durch biometrische Untersuchungen bei Pflanzen festgestellten „Reihen".[1])

Das Studium der fluktuierenden Variation bestimmter Merkmale der Organismen, mit dem sich vor allem im letzten Dezennium zahlreiche Forscher beschäftigt haben, brachte ans Licht, daß die Maxima der Variationskurven in zahlreichen Fällen mit den Haupt- oder Nebenzahlen der sog. Fibonaccireihe[2]) zusammenfallen. Es gilt dies vor allem für die Strahlblüten der Kompositen, die Doldenstrahlen der Primulaceen und Umbelliferen, die Blütenteile der Ranunculaceen, die Blütenstände der Papilionaceen, die Anzahl der Blätter an den Jahrestrieben einiger Laubbäume, die Zahl der Nebenrispen an den Blättern von *Fagus silvatica*, *Carpinus betulus* etc. Bekanntlich hat Ludwig[3]) eine sehr klare, einleuchtende und bis zu einem gewissen Grade auch befriedigende mathematisch-biologische Erklärung für diese Erscheinung gegeben, indem er annimmt, daß bei der Zweiteilung einer Zelle die eine Tochterzelle einen Tag nötig hat, um zu reifen und sich wieder teilen zu können, die zweite dagegen eine doppelt so lange Zeit, also zwei Tage. Diese Annahme einer inäqualen Zellteilung nach obigem Schema

---

[1]) Eine gute Übersicht über diese Reihen findet man auch in „De statistische Methode in de Plantkunde" von C. de Bruyker. Gent 1910, ein Buch, das zur Einführung in die Biometrie ebenso geeignet ist wie die Arbeit von Vogler: „Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen", St. Gallen 1911, in der vor allem die kritischen Betrachtungen wertvoll sind.

[2]) 1, 3, 5, 8, 13, 21, 34 u. s. w. für die Hauptreihe, wobei jede folgende Zahl gleich der Summe der beiden vorhergehenden ist, und 2, 4, 6, 8, 10, 16, 18 u. s. w. für die Nebenreihe.

[3]) Bot. Centralbl. LXIV. 1895. p. 103.

ergibt in der Tat einen Entwicklungsmodus nach den Zahlen 1, 3, 5, 8, 13, 21 etc., also der Fibonaccireihe.

Ludwig dehnt nun dieses Gesetz, das er zuerst für die Entwicklung einer Zelle angenommen hat, auch auf die des ersten Anlagegewebes aus.

Ritter,[1]) der das Ludwigsche Gesetz noch weiter ausgebaut und seine Gültigkeit noch mehr verallgemeinert hat, legt es auch dem Flächen- und Dickenwachstum zu Grunde. Vogler,[2]) anfänglich ein Anhänger der Ludwigschen Theorie, hat neuerdings, gestützt auf eigene, ausgebreitete statistische Untersuchungen, strenge Kritik an ihr geübt. Er schließt sich jetzt der Ansicht Weißes[3]) an, der bereits 1897 bewiesen hatte, daß die so häufig vorkommenden Gipfel bei den Zahlen 3, 5, 8, 13 etc. nicht zur Fibonacci-, sondern zur bekannten Braun-Schimperschen Hauptreihe, den Spiralen $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ etc. zu zählen seien.

Für die Entwicklung der Trientalisreihe (1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47 etc.) hat Ludwig[4]) in seinen Beiträgen zur Phytarithmetik ein Schema angegeben. Vogler[5]), der diese Reihe auch für die Nebendolden von *Astrantia major* konstatiert hatte, ist jetzt der Ansicht, daß sich auch die „Trientalisgipfel" besser im Anschluß an die Reihe von Braun-Schimper, und zwar die Nebenreihe, die Spiralen $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$ etc. erklären ließen.[6])

Meiner Ansicht nach werden über den Wert der Ludwigschen Theorie eher praktische Erfahrungen, d. h. umfangreiche Zählungen an biologisch scharf gesichtetem Material, als theoretische Spekulationen eine Entscheidung bringen. Zu spärliches und zweifelhaftes Material — zu umfassende und weittragende Theorien, das ist der Eindruck, den ein großer Teil der variationsstatistischen Arbeiten auf den Leser macht. Zur Erläuterung ein Beispiel. 1902 zählte Vogler[7]) die Doldentrauben von 1000 Blütenständen von *Cardamine pratensis* aus. Das Material stammte von drei verschiedenen Standorten — die lokalen Einflüsse können somit groß gewesen sein — über den Zeitpunkt, in dem die Blütenstände gepflückt wurden, ist nichts ausgesagt, obgleich auch dieser erwiesenermaßen von Bedeutung sein kann. Schließlich wurden von den beiden ersten Gruppen im wesentlichen nur die Blütenstände der Hauptachsen berücksichtigt, von der dritten auch alle Nebenachsen. Daß die Kurve, die dieses heterogene Material schließlich zu einem gemeinsamen Ausdruck brachte, sehr unregelmäßig und vielgipfelig ausfiel, wobei ihre Maxima teilweise der Fibonacci-, teilweise der Potenzreihe angehörten, nimmt uns weiter nicht

---

[1]) Beihefte Bot. Centralbl. XXII. 1907. XXIII. 1908 u. XXV. 1910.

[2]) l. c. p. 53 - 65.

[3]) Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30. 1897. p. 453 – 482.

[4]) Bot. Centralbl. Bd. 71. 1897. p. 262.

[5]) Sonderabdruck aus „Beihefte z. Bot. Centralbl." Abt. I. Bd. XXIV. 1908.

[6]) Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. St. Gallen 1911. p. 63.

[7]) Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Sonderabdruck aus Jahrg. XLVII. 1902. p. 435 - 436.

Wunder. Während sich nun Vogler mit einer einfachen Konstatierung der Tatsachen begnügt und auf jegliche Schlußfolgerung verzichtet hatte, erschien bereits nach kurzer Zeit eine theoretische Erklärung der Cardaminekurve von Wasteels[1]) und de Bruyker[2]) hat sie in seiner Aufzählung der im Pflanzenreich vorkommenden Reihen als „Cardaminereihe" aufgenommen.

Die Vielfachen der Zahl 3 konstatierte Ludwig[3]) für die Blütenzahl von *Lonicera caprifolium;* ferner ergab die Variationskurve für die Anzahl Staubfäden bei *Mercurialis annua* einen Hauptgipfel bei 9 und einen Nebengipfel bei 12.

Die Vielfachen von 5, oder doch wenigstens eine „Vorliebe für die Ausbildung der mehrfachen Werte" von 5, beobachtete de Vries[4]) bei der Anzahl Staubfäden von *Geranium molle fasciatum;* nach Ludwig[5]) kommen die Staubgefäße bei den Rosaceen vorwiegend in Multiplis von 5 vor, so z. B. bei *Pirus communis* und *Crataegus Oxyacantha.*

Die unpaaren Zahlen 3, 5, 7 sind bis jetzt, soweit mir bekannt, nur von de Vries[6]) für die Zahl der Teilblättchen bei *Trifolium pratense quinquefolium* gefunden worden. Im folgenden werden wir ein zweites und sprechenderes Beispiel in *Aucuba japonica* kennen lernen.

Die paaren Zahlen sind, als Reihe, nach de Bruykers[7]) Angabe im Pflanzenreich bis jetzt noch nicht konstatiert worden. Noch auffälliger ist es, daß die Potenzreihe $2^n$ nicht häufiger, bei den höheren Pflanzen überhaupt noch nicht angetroffen worden ist. O. Mueller[8]) beobachtete sie bei der Vermehrung der Bacillariacee *Melosira arenaria*; ferner ist sie für die Sporenzahl bei einigen Schwämmen, die Zähne des Moosperistoms etc. konstatiert worden.

Da der gewöhnliche Modus der Zellteilung gerade in einer fortgesetzten Zweiteilung besteht, fällt es umso mehr auf, daß die zahlreichen variationsstatistischen Untersuchungen bis jetzt bei den höheren Pflanzen kein Hervortreten der Zahlen der Potenzreihe $2^n$ ergeben haben. Vogler[9]) hat als erster darauf hingewiesen, daß anfangs nur Pflanzenarten mit pentameren Blüten untersucht wurden (Kompositen, Umbelliferen, Primulaceen) und daß es daher von Wichtigkeit sein könnte, Dikotyledonen mit der Vierzahl daraufhin zu untersuchen, ob die auftretende Zahl 4 einem inäqualen Verteilungsmodus (wie z. B. bei der Fibonaccireihe) oder einer äqualen Teilung nach der Potenzreihe $2^n$ entspricht. Seine eigenen

[1]) Handelingen van het zevende Vlaamsch Natuur- en Geneesk. Congres. Gent 1903. p. 150—151.
[2]) De Statistische Methode in de Plantkunde. Gent 1910. p. 145.
[3]) Beihefte Bot. Centralbl. 1900. p. 89—111.
[4]) Mutationstheorie. T. II. 1903. p. 576.
[5]) Bot. Centralbl. LXIV. 1895.
[6]) Bot. Jaarboek (Dodonaea). 1898.
[7]) l. c. p. 145.
[8]) Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIV. H. 2. p. 231—290.
[9]) Vierteljahrsschr. d. Nat. Gesellsch. Zürich. XLVII. 1902. p. 429.

Untersuchungen an *Knautia arvensis* und *Cardamine pratensis* ergaben, daß bei den Blütenständen beider Arten sowohl die Zahlen der Fibonacci- als die der Potenzreihe zutage treten. Ein vieldeutiges Ergebnis also!

Inbezug auf *Cornus mas* führe ich Voglers[1]) eigene Worte an: „Zum Schluß muß noch erwähnt werden, daß für *Cornus mas* sich die geraden Zahlen als „bevorzugte" ergeben haben, was auch viel besser zu einer Anschlußtheorie paßt als zu einem Anlagenvermehrungsschema. Ich habe versucht, für Pflanzen mit tetrameren Blüten nachzuweisen, daß man die Gipfelzahlen bekomme, wenn man eine Anlagenvermehrung nach der Potenzreihe (2, 4, 8, 16) annehme; es ist mir aber nur gelungen, zu zeigen, daß für *Cornus* diese Annahme mehr Berechtigung habe als die nach Fibonacci. Und wenn ich heute das Resultat ansehe, so sagt es einfach, wie Ritter nachgewiesen, daß eben, der gekreuzten Blattstellung entsprechend, die geraden Zahlen bevorzugt sind."

Zufälliger Weise haben einige Jahre nach Vogler drei verschiedene Forscher gleichzeitig und unabhängig voneinander neue Zählungen an *Cornus mas* vorgenommen: Ritter[2],) de Bruyker[3]) und ich. Es ist nun nicht uninteressant, die Ergebnisse dieser neuen Zählungen mit der ersten von Vogler zu vergleichen; ich gebe daher im folgenden eine Zusammenstellung derselben und gehe damit zu den eigenen Untersuchungen über.

## **Cornus mas** L.

Eine Auszählung von 1000 Dolden von verschiedenen Sträuchern ergab bei Vogler[4]) nur Paarzahlen als Haupt- und Nebengipfel einer sehr unregelmäßigen, vielgipfeligen Kurve. Im Gegensatz hierzu fand de Bruyker, der 326 Dolden von *C. mas* auszählte, gerade bei den unpaaren Zahlen die Maxima, mit vollkommenem Ausschluß der Vielfachen von 4. De Bruyker meint, es würde sich durch eine ausgebreitete Untersuchung wohl feststellen lassen, ob hier vielleicht individuelle Unterschiede zwischen den untersuchten Sträuchern im Spiele seien.

Ritter wiederum, der seine Zählungen an einem sehr verkümmerten Strauche im Greizer Park vornahm, gelangte zu den gleichen Ergebnissen wie Vogler; er beobachtete ein diskontinuierliches Variieren der geraden Zahlen.

Meine eigenen Untersuchungen stellte ich an einem sehr alten, etwa $4^1/_2$ m hohen Exemplar im eigenen Garten an.

Aus nebenstehender Tabelle I ist ersichtlich, daß meine Zählung vom Jahre 1910 mit derjenigen von Vogler und Ritter gut übereinstimmt, die Maxima liegen bei den geraden Zahlen. Im Jahre 1911 erhielt ich jedoch einen Hauptgipfel bei einer unpaaren Zahl (13) und einen zweiten bei einer paaren (16). Diese

---

[1]) Probleme u. Resultate etc. St. Gallen 1911. p. 65.
[2]) Beih. Bot. Centralbl. Bd. XXV. 1910. p. 21.
[3]) l. c. p. 143—144.
[4]) Vierteljahrsschr. d. Nat. Gesellsch. Zürich. XLVII. 1902. p. 430—431.

Zählung entspricht somit teilweise derjenigen von de Bruyker, teilweise denjenigen von Vogler und Ritter. Diese Unterschiede können nun nicht, wie de Bruyker vermutete, auf einer individuellen Verschiedenheit der untersuchten Sträucher beruhen, da ich ja in beiden Jahren die Dolden desselben Exemplars auszählte. Außerdem müßte man dann annehmen, daß Ernährungseinflüsse den Entwicklungsmodus, von dem man ja voraussetzt, daß er für eine bestimmte Art, einen bestimmten Organismus oder einen Teil desselben charakteristisch ist, prinzipiell ändern könnten, was ja nicht von vornherein ausgeschlossen, aber doch recht unwahrscheinlich ist.

Tabelle I. *Cornus mas.*

Anzahl der Blüten in der Dolde.

| | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Vogler 1903 | — | 3 | 1 | 6 | 8 | 23 | 24 | 35 | 40 | 57 | 40 | 48 | 45 | 70 |
| De Bruyker 1910 | — | — | 1 | 3 | 2 | 6 | 6 | 9 | 7 | 11 | 11 | 18 | 27 | 16 |
| Ritter 1910 | | 2 | 2 | 7 | 13 | 23 | 23 | 32 | 50 | 72 | 48 | 52 | 28 | 36 |
| Nieuwenhuis v. Uexküll 1910 | | 6 | 3 | 13 | 14 | 17 | 28 | 43 | 58 | 84 | 72 | 82 | 70 | 82 |
| „ „ 1911 | 1 | 8 | 20 | 33 | 49 | 48 | 54 | 69 | 107 | 171 | 201 | 190 | 168 | 197 |

| | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Vogler 1903 | 60 | 61 | 59 | 80 | 48 | 60 | 52 | 50 | 28 | 22 | 22 | 11 | 15 | 7 | 4 |
| De Bruyker 1910 | 25 | 10 | 25 | 18 | 22 | 19 | 13 | 10 | 16 | 8 | 7 | 2 | 5 | 3 | — |
| Ritter 1910 | 17 | 29 | 9 | 10 | 2 | 3 | 1 | 4 | — | — | — | — | — | — | — |
| Nieuwenhuis v. Uexküll 1910 | 64 | 51 | 43 | 63 | 40 | 37 | 25 | 24 | 26 | 16 | 11 | 13 | 4 | 2 | 2 |
| „ „ 1911 | 129 | 92 | 89 | 79 | 60 | 53 | 43 | 24 | 17 | 21 | 17 | 12 | 10 | 9 | 7 |

| | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 45 | 46 | 50 | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Vogler 1903 | 2 | 1 | 2 | 2 | 4 | 1 | — | — | — | — | 1 | — | 1 | — | — | 1000 |
| De Bruyker 1910 | 6 | 3 | 6 | 2 | 2 | 2 | 2 | — | — | — | — | 1 | — | 1 | 1 | 326 |
| Ritter 1910 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 460 |
| Nieuwenhuis v. Uexküll 1910 | 5 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1000 |
| „ „ 1911 | 8 | 1 | 2 | — | 2 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2000 |

Meiner Erfahrung nach haben die verschiedenen Zählungen bei *C. mas* aus ganz anderen, rein mechanischen Gründen zu so abweichenden, zum Teil einander strikt widersprechenden Resultaten geführt. Bei sorgfältiger Zerlegung und Betrachtung der einzelnen Döldchen wird man wohl in der Mehrzahl derselben ein bis mehrere grüne oder schwarz-braune Körperchen finden — in verschiedenem Stadium der Entwicklung stecken gebliebene Blütenknospen. Sie sind bisweilen sehr deutlich sichtbar, bisweilen aber mit dem bloßen Auge kaum zu erkennen. Es ist klar, daß diese verkümmerten Blüten oder Blütenanlagen auch bei sorgfältigster Zählung nicht oder nur teilweise mit einbegriffen werden können, so daß eine genaue Feststellung der Blütenzahl unausführbar wird. Die Fehler-

quelle wird noch dadurch vergrößert, daß die Blütenstiele sehr brüchig sind und die Blüten daher leicht abfallen.

Schade um die Zeit und Mühe, die an diesem für statistische Untersuchungen unbrauchbaren Material verschwendet worden sind! Ein Trost, daß sich bis jetzt noch kein Mathematiker gefunden hat, der eine „Cornusreihe" aufstellte!

In auffallendem Gegensatz zu *Cornus mas* waren die Ergebnisse der Zählungen an einer anderen Cornacee vollkommen eindeutig, nämlich bei:

## Aucuba japonica L.

In seiner öfters zitierten Arbeit schreibt Vogler:[1]) „Bei systematischer weiterer Ausdehnung der Untersuchungen mit stetiger Berücksichtigung der Stellung der Blätter an den die zu untersuchenden Blüten und Blütenstände tragenden Achsen, wird voraussichtlich der enge Zusammenhang zwischen Blattstellung und „bevorzugten Zahlen" der Organe sich immer sicherer als allgemein gültig nachweisen lassen." Nun, die Blattstellung ist bei *A. japonica* an den die Blütenstände tragenden Achsen, wie an allen anderen, kreuzständig. Da ferner der Bau der Blüten ausgesprochen tetramer ist, sollte man nach obiger Voraussetzung für die Blüten eine Bevorzugung der Zahlen der Potenzreihe $2^n$ oder doch wenigstens der geraden Zahlen erwarten, aber allen scheinbar sehr begründeten Vermutungen zum Trotz haben mir die an drei verschiedenen Sträuchern vorgenommenen Zählungen eine unzweifelhafte Anordnung der Blüten nach der unpaaren Zahlenreihe ergeben. Ja, die Entwicklung der Infloreszenzen nach den unpaaren Zahlen ist so ausgeprägt, daß meistens die Stelle angegeben werden konnte, wo, im Falle wo die Zählung eine gerade Zahl ergeben hatte, die Bildung einer Blüte versagt hatte.

Ich habe die Zählungen in zwei aufeinander folgenden Jahren vorgenommen, und zwar nicht nur getrennt nach den Sträuchern, sondern auch getrennt nach den Haupt- und Nebenrispen.

### Strauch A

ein großes ♀ Exemplar im Leidener botanischen Garten.

Tabelle II für die Hauptinfloreszenzen umfaßt für jedes Jahr (1910 und 1911) 700 Zählungen, deren Ergebnisse so gleichförmig sind, daß wir sie zusammenfassen können. Die Kurve ist 5gipfelig mit einem Hauptgipfel bei 5 und 3 anderen, sehr ausgesprochenen Gipfeln bei 7, 9 und 11.

Die Mediane weist fürs Jahr 1911 einen höheren Wert an als für 1910, nämlich 7,41, resp. 6,57.

Die Kurve für die Nebenrispen, Tab. III, ist eingipfelig und

[1]) Probleme u. Resultate etc. 1911. p. 65.

Tabelle II. A. *Aucuba japonica*, weibl. Strauch.
Anzahl der Blüten an den Hauptrispen.

| Datum | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 19. Mai 1910 | 1 | 12 | 7 | 260 | 63 | 105 | 52 | 62 | 28 | 100 | 7 | 3 | — | — | — | — | 700 | 6,57 |
| 12. Mai 1911 | — | 5 | 4 | 164 | 17 | 175 | 32 | 73 | 17 | 169 | 9 | 33 | — | 1 | — | 1 | 700 | 7,41 |
| Total | 1 | 17 | 11 | 424 | 80 | 280 | 84 | 135 | 45 | 268 | 16 | 36 | — | 1 | — | 1 | 1400 | |

Tabelle III. A. Derselbe Strauch.
Anzahl der Blüten an den Nebenrispen.

| Datum | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 20. Mai 1910 | 16 | 38 | 461 | 122 | 58 | 3 | 2 | — | — | — | 700 | 3,18 |
| 10. Mai 1911 | 3 | 12 | 377 | 162 | 105 | 19 | 13 | 5 | 3 | 1 | 700 | 3,38 |
| Total | 19 | 40 | 838 | 284 | 163 | 22 | 15 | 5 | 3 | 1 | 1400 | |

schief. Charakteristisch ist der sehr hohe Gipfel bei 3 und die große Zahl der Plusvarianten.

Für die Medianen gilt das vorhin Gesagte.

## Strauch B

♂ Exemplar im eigenen Garten.

Vergleichen wir die Tabellen IV und V mit II und III, so springt es in die Augen, daß die Variationsbreite beim männlichen Strauch viel größer ist als beim weiblichen. War bei diesem z. B. die Kurve für die Nebenrispen eingipfelig, so ist sie bei jenem siebengipfelig und bei einer umfangreicheren Zählung, wie sie für eine so große Variationsbreite erwünscht gewesen wäre (es wurden sämtliche Rispen gezählt), wären zweifellos außer den Gipfeln bei 5, 7, 9,

Tabelle IV. B. *Aucuba japonica*, männlicher Strauch.
Anzahl der Blüten an den Hauptrispen.

| Datum | 1 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 24./26. April 1911 | 5 | — | — | — | 8 | 6 | 12 | 12 | 16 | 21 | 45 | 15 | 29 | 20 | 14 | 12 | 9 | 9 | 6 | 14 | 14 |
| 23. April 1911 | 2 | — | 1 | 1 | 9 | 1 | 7 | 1 | 12 | 1 | 53 | 10 | 26 | 5 | 25 | 5 | 17 | 3 | 19 | 7 | 19 |
| Total | 7 | — | 1 | 1 | 17 | 7 | 19 | 13 | 28 | 22 | 98 | 25 | 55 | 25 | 39 | 17 | 26 | 12 | 25 | 21 | 33 |

| Datum | 28 | 29 | 30 | 32 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 43 | 44 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 24./26. April 1910 | 4 | 5 | 8 | 5 | 2 | 2 | 1 | 1 | 3 | 2 | — | — | — | — | — | — | 300 | 18,84 |
| 23. April 1911 | 7 | 13 | 4 | 12 | 5 | 6 | 1 | 9 | 3 | 3 | 1 | 5 | 2 | 2 | 1 | 2 | 300 | 21,34 |
| Total | 11 | 18 | 12 | 17 | 7 | 8 | 2 | 10 | 6 | 5 | 1 | 5 | 2 | 2 | 1 | 2 | 600 | |

Tabelle V. B. Derselbe Strauch.
Anzahl der Blüten an den Nebenrispen.

| Datum | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 28. April – 3. Mai 1910 | 1 | 10 | 22 | 55 | 22 | 273 | 58 | 40 | 15 | 18 | 10 | 10 | 3 | 6 | 6 | 1 | 1 | — | — |
| 1.–5. Mai 1911 | — | 3 | 2 | 35 | 11 | 63 | 36 | 86 | 18 | 111 | 15 | 86 | 18 | 18 | 8 | 6 | 2 | 3 | 2 |
| Total | 1 | 13 | 24 | 90 | 33 | 336 | 94 | 126 | 33 | 129 | 25 | 96 | 21 | 24 | 14 | 7 | 3 | 3 | 2 |

| Datum | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 28. April – 3. Mai 1910 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 550 | 7,10 |
| 1.–5. Mai 1911 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | — | 9 | 2 | 3 | 2 | 2 | 550 | 10,68 |
| Total | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | — | 9 | 2 | 3 | 2 | 2 | 1100 | |

11, 13, 15 und 27 auch noch zwischenliegende Maxima bei 17, 19, 21, 23 und 25 gefunden worden. Der Hauptgipfel des ♂ Exemplars liegt bei 7, des ♀ bei 3.

Dementsprechend konstatieren wir auch für die Hauptrispen von B weit höhere Werte und zahlreichere Gipfel als von A. Während das Maximum im vorigen Falle bei 5 gefunden wurde, liegt es in diesem bei 17. Allen Kurven gemeinsam ist jedoch die hervorragende Bevorzugung der ungeraden Zahlen.

Ein auffallendes Verhalten zeigen wiederum die Medianen. Für 1911 sind sie um ± 3 ganze Zahlen höher als für 1910. Dabei sind sie für die Haupt- und Nebenrispen in gleichem Verhältnis höher.

### **Strauch C.** (*Aucuba japonica* var. *macrophylla.*)

Ein ♂ Exemplar im botanischen Garten.

Dieser dritte Strauch, eine Varietät der gewöhnlichen *A. japonica*, zeichnet sich durch eine noch größere Variationsbreite aus. Betrachten wir dessen Tabelle VI für die Hauptrispen, so sehen wir, daß in einem Spielraum von 5 bis 45, jeweils stärker oder schwächer, aber mit großer Regelmäßigkeit, die unpaaren Zahlen betont werden. Dasselbe gilt, entsprechend der kleineren Variationsbreite, für Tab. VII der Nebenrispen. Ein wenig ausgeprägtes Maximum bei 21 weisen die Hauptrispen auf; bei den Nebenrispen tritt dieses deutlich hervor bei 11.

Die Medianendifferenzen der aufeinanderfolgenden Jahre sind bei Strauch C noch weit größer als bei A und B, nämlich: für die Hauptrispen 1911 ist Med. = 24,64, für 1910 Med. = 18,8; für die Nebenrispen 1911 ist Med. = 17,35, für 1910 Med. = 10,61. Da diese sich in allen drei Fällen in gleichem Sinne äußern, d. h. für 1911 zum Teil sehr viel höhere Werte aufweisen als für 1910, liegt es wohl sehr nahe, diese Differenzen Witterungs-, also Ernährungseinflüssen zuzuschreiben.

Tabelle VI. C. *Aucuba japonica* var. *macrophylla*, männlicher Strauch.
Anzahl der Blüten an den Hauptrispen.

| Datum | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 27. Mai 1910 | 2 | 1 | 4 | — | 1 | — | 9 | 2 | 10 | 2 | 4 | 3 | 7 | 8 | 10 | 5 | 14 | 2 | 8 | 1 | 2 |
| 15. Mai 1191 | — | — | 1 | — | — | — | 1 | — | 3 | 1 | 1 | — | 3 | 1 | 12 | 1 | 12 | 7 | 7 | 4 | 14 |
| Total | 2 | 1 | 5 | — | 1 | — | 10 | 2 | 13 | 3 | 5 | 3 | 10 | 9 | 22 | 6 | 26 | 9 | 15 | 5 | 16 |

| Datum | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 45 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 27. Mai 1910 | — | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | — | 3 | — | 2 | 1 | 1 | — | 1 | — | — | — | 1 | 1 | 112 | 18,8 |
| 15. Mai 1911 | 3 | 3 | — | 7 | 5 | 5 | 2 | 6 | 5 | 9 | 5 | 9 | 5 | 7 | 1 | 8 | 3 | 11 | 32 | 188 | 24,64 |
| Total | 3 | 5 | 1 | 9 | 6 | 7 | 3 | 9 | 6 | 11 | 6 | 10 | 5 | 8 | 1 | 8 | 3 | 12 | 2 | 300 | |

Tabelle VII. C. *Aucuba japonica* var. *macrophylla*, derselbe, männliche Strauch.
Anzahl der Blüten an den Nebenrispen.

| Datum | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 27. Mai 1910 | 2 | 1 | 12 | 3 | 28 | 5 | 7 | 3 | 35 | 9 | 5 | 4 | 2 | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 12. Mai 1911 | — | — | 2 | — | 9 | 3 | 11 | 3 | 31 | 2 | 25 | 7 | 26 | 9 | 21 | 5 | 30 | 11 | 17 | 9 | 21 |
| Total | 2 | 1 | 14 | 3 | 37 | 8 | 18 | 6 | 66 | 11 | 30 | 11 | 28 | 12 | 23 | 6 | 33 | 12 | 18 | 10 | 22 |

| Datum | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 40 | 41 | Total | Med. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 27. Mai 1910 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 130 | 10,61 |
| 12. Mai 1911 | 4 | 8 | 5 | 11 | 5 | 2 | — | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 2 | 1 | 3 | 292 | 17,35 |
| Total | 4 | 9 | 5 | 11 | 5 | 2 | — | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 2 | 1 | 3 | 422 | |

Fassen wir die für die Blütenstände von *A. japonica* gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt es sich:

1) Daß die Maxima der Kurven bei allen drei untersuchten Exemplaren mit großer Regelmäßigkeit bei den unpaaren Zahlen gefunden wurden.

2) Daß die Haupt- uud Nebenrispen keinen prinzipiellen Unterscheid in ihrem Bau erwiesen haben.

3) Daß die männlichen Sträucher reichblütiger sind als die weiblichen, der Bau ihrer Blütenstände jedoch den gleichen Charakter trägt.

4) Daß die Medianen in allen 3 Fällen für 1911 zum Teil sehr viel höhere Werte ausgewiesen haben als für 1910.

5) Daß bei der Entwicklung der Blütenstände ein anderer Verteilungsmodus eine Rolle gespielt haben muß als bei derjenigen der Blüten selbst und der Blätter an den Blütenstandachsen.

# Praecocifloren.

Von

**Dr. E. Goeze.**

Wohl mit Recht können schon sehr alte aber immer noch gleichbeliebte Gartenpflanzen, wie der Winterling, der schwarze Nießwurz, die Schlüsselblume, das Schneeglöckchen, der Kornelbaum, die mit ihren zierlichen Blüten das Herannahen des Frühlings verkünden, als Praecocifloren bezeichnet werden. Ganz anders verhält es sich aber mit solchen Arten, bezw. vereinzelten Individuen, insbesondere holzigen, welchen das Vermögen des Blühens in einem verfrühten, vielleicht darf man sogar sagen in einem unreifen Entwicklungsstadium eigen ist, und die sich damit von vornherein als Abnormitäten kennzeichnen. Daß hierbei ein zwergiger Habitus der ganzen Pflanze mit in Frage kommt, läßt sich nicht bestreiten, wenn auch anderseits zwischen der biologischen, meist nicht konstanten Erscheinung der Praecocität des Blühens und dem zunächst durch morphologische Veränderungen in der Tracht der Pflanze zum Ausdruck gelangenden konstanten Nanismus streng zu unterscheiden ist. Ab und zu wurde auf solche Praecocifloren schon hingewiesen, indessen bot die botanisch-gärtnerische Literatur nur wenige Anhaltspunkte, diesen Pflanzen weiter nachzuspüren. Hemsley veröffentlichte 1905 in Hookers „Icones Plantarum" eine kleine Schrift; „*Swietenia Mahagoni* var. *praecociflora*, und 1906 erschien Diels hochinteressante Arbeit: „Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich". Unsere Bemühungen, von nah und fern weiteres darüber zu erfahren, sind nicht ganz erfolglos geblieben, und wenn auch kultivierte Pflanzen hierbei zumeist in Frage kommen, da Beobachtungen an wildwachsenden, wie ja leicht begreiflich, nur selten angestellt wurden, so handelt es sich jedenfalls um eine Eigentümlichkeit, welcher weiter nachzuspüren für die Wissenschaft wie für die Praxis gleich anregend sein dürfte.

Bei normalblühenden Pflanzen ist ja als Hauptmoment die Länge der Zeit zu berücksichtigen, welche sie von der Keimung bis zur Blütenentwicklung beanspruchen, und Diels Ausspruch:

„im allgemeinen sieht man die Blütenentwicklung an ein gewisses Alter, das „spezifisch“ ist, gebunden“, ist durchaus zutreffend. Ihm zufolge darf man in Trockenheit und Qualitätsänderung der Nahrung eine Förderung der Blütenreife, in den Gegensätzen davon eine Störung derselben erkennen. Durch Feuchtigkeit wird bekanntlich die Entwicklung der vegetativen Organe beschleunigt, die Blütenbildung dagegen verzögert, wenn nicht gar beeinträchtigt. Trockner Boden und trockne Luft üben auf letztere einen günstigen Einfluß aus, in noch höherem Grade ist dies von feuchtem Boden und trockener Luft zu erwarten, während wiederum durch trocknen Boden und feuchte Luft, ebenso durch feuchten Boden und feuchte Luft eine Verzögerung des Blühens bedingt wird. In der dendrologischen Literatur wird auch darauf hingewiesen, daß die Blühbarkeit an exponierten trockenen Stellen in der Regel früher eintritt als an geschützten feuchten Lagen. „Empirisch deuten“, schreibt G. Krause, „alle Fälle von vorzeitiger Reife oder von Nanismus wiederum an, wie die Blütenreife durch Trockenheit oder Störung der vegetativ förderlichen Ernährung begünstigt wird.“ Gilt dies als Regel, so treten einem doch manche Fälle entgegen, bei welchen andere Agentien herangezogen werden müssen — schwache oder starke Beleuchtung, äußere Verletzungen an einem Organ, allgemeine Schwäche, nicht genügend ausgereifte Samen, unzeitiges Verpflanzen, zu dichtes Beisammenstehen in den Samenschalen oder Beeten und wohl noch andere mehr — um für vorzeitiges Blühen eine genügende Erklärung zu finden. Es ist auch durchaus nicht ausgeschlossen, daß alle Beweismittel hierfür versagen. Man hat auch versucht, für zwergiges und riesiges Wachstum eine Deutung zu finden, ebenso häufig aber ohne wie mit Erfolg. Sollten nicht Pflanzenindividuen vorkommen, welchen ad nucleo eine derartige Abweichung vom Normalen innewohnt, die also von allen äußeren Einflüssen unabhängig sind? Bei den meisten der bis jetzt beobachteten Praecocifloren ist ein solcher Nachweis freilich nicht nötig, bei einigen scheint diese Annahme jedoch begründet zu sein. Daß „die generative Reife der Pflanze nicht unwandelbar an eine bestimmte Stufe der vegetativen Entfaltung gebunden ist“, wird von Beijerinck ausdrücklich betont, und bei vielen Arten in den tropischen und subtropischen Ländern läßt dies sich nachweisen, und wenn auch in beschränkterer Weise, trifft es ebenfalls für die Vegetation der gemäßigten Zonen zu. Manchmal ist eine Pflanze trotz frühzeitigen Blühens dennoch befähigt, Früchte anzusetzen, Samen zu reifen oder auch normales Wachstum wieder einzuschlagen, nicht selten wird anderseits ein Schwächezustand dadurch bedingt, der ein mehr oder minder rasches Absterben herbeiführt. So berichtet Möbius (Beiträge zur Lehre der Fortpflanzung der Gewächse), daß gelegentlich in Samenbeeten Eichen und Götterbäume im ersten bis dritten Lebensjahre zum Blühen kamen, dann aber bald wieder eingingen. Graf von Schwerin, Präsident der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft, hatte die Güte, auf eine darauf bezügliche Frage uns folgendes zu schreiben (11. April 1911): „Das Blühen und Fruchten an erst

zweijährigen Sämlingen von *Sambucus racemosus* und *Acer rubrum* ist bekannt. Ich betrachte das mitunter frühe Blühen und Fruchten von Sämlingen nicht als Nanismus, denn die Pflanze braucht ja gar nicht zwergig zu bleiben, sondern es kann dieser Vorgang entweder als eine einfache Variationsneigung des neuen Individuums zu frühzeitigem Blühen angesehen werden, oder, was wohl in den meisten Fällen zutreffen wird, es muß dieser Vorgang auf einen außerordentlich trockenen und dürren Sommer zurückgeführt werden." (Vergl. „Mitteilungen der D. D. G.", 1910, S. 332). Herr L. Späth verwies uns (18. April 1911) auf *Colutea arborescens, Potentilla fruticosa, Cydonia Maulei, Ceanothus americanus,* die in seinen Baumschulen bisweilen schon als zweijährige Sämlinge in Blüte stehen. Wie verhalten sich nun wildwachsende Praecocifloren, deren Werdegang von Anfang an nicht zu verfolgen ist, bei welchen demnach die Länge der Zeit, die sie von der Keimung bis zum Blühen beanspruchen, nicht mit Sicherheit festzustellen ist? Nur so viel weiß man, daß derart auserlesene Individuen das Vermögen des vorzeitigen Blühens auch auf ihre Nachkommenschaft fortpflanzen können, die Praecocität bei ihnen dann eine zu vererbende ist, während mit Nanismus der Begriff des Konstanten immer verknüpft zu sein scheint. Befindet sich erstere nun im Gefolge des zwergigen Habitus, was wohl sehr häufig eintrifft, so dürfte die Bezeichnung Praecocifloren überhaupt hinfällig und nur dann anzuwenden sein, wenn umgekehrt der Nanismus durch jene herbeigeführt wird. Diese Erwägungen mögen vielleicht nicht einwandfrei sein, immerhin tragen wir keine Bedenken, sie hier vorzubringen. Selbstverständlich handelt es sich bei allen Praecocifloren nur um aus Samen erzogene Pflanzen, da ja bei kaum bewurzelten Stecklingen und Ablegern ein sehr frühes Blühen nicht selten ist. Durch Stecklinge oder Veredelung dürfte dagegen die Praecocität eines Sämlings zu fixieren sein. Recht eigentümlich verhält sich eine von E. André als *Syringa vulgaris chamaethyrsus* beschriebene Fliedersorte. Die *Lilas de Marly* liefert bekanntlich reichliche Basalschößlinge, welche nach frühestens 2—3 Jahren blühbar werden. In der Gärtnerei des Herren Machet in Chalons-sur-Marne blühen dagegen diese Schößlinge bereits im ersten Frühjahre. Kaum aus dem Boden geschossen, ganz unbelaubt, im Aussehen an Spargel erinnernd und oft von 10 cm Durchmesser, tragen sie normale Blütenstände. Die Frage, wie Hybriden in Bezug auf frühes Blühen sich verhalten, wird von Kerner (Pflanzenleben. II. S. 504) folgendermaßen beantwortet: „Die meisten Bastarde, welche durch Kreuzungen entstanden sind, entwickeln sich auffallend rasch und üppig, blühen nicht selten schon im ersten Jahre nach der Aussaat, während die Sämlinge der Stammeltern erst im zweiten oder dritten Lebensjahre zur Blüte gelangen." (Dieser Ausspruch des Verfassers kann sich wohl nur auf perennierende Pflanzen oder Stauden beziehen.) Auch die sogenannten Hungerformen mögen hier Erwähnung finden, wie sie in der freien Natur nach einem sehr trockenen Frühjahr unter einjährigen Arten — *Papaver Rhoeas, Aira praecox* etc. — als kaum zollhohe Individuen oft massenhaft

auftreten, und durch verfrühtes Blühen ebenso auffallen wie durch zwergige Ausbildung. Manche Gärten liefern ähnliche Beispiele, wenn in den Aussaatschalen einjährige Pflanzen vergessen oder übersehen worden sind. Das Gros von ihnen geht in dem engen Raume elendiglich zugrunde, etliche Individuen zeigen jedoch eine solche Widerstandskraft, um noch in diesem verhungerten Zustande frühzeitige, wenn auch verkümmerte Blüten zu entwickeln. Es mag ferner daran erinnert werden, daß einige sich verholzende Arten von der allgemeinen Regel, daß das Blühen durch das Alter bestimmt wird, abweichen, indem sie schon im ersten Jahre blühbar werden. In tropischen und subtropischen Ländern, wo *Ricinus communis* wildwachsend oder verwildert auftritt (Diels stieß in Westaustralien auf ein 3 m hohes Exemplar), blüht der Wunderbaum vom einjährigen bis zum holzartigen Zustande jedes Jahr, während derselbe in kälteren Gegenden nur auf eine einjährige Dauer angewiesen ist, da nach dem Blühen bezw. Samenansatz ein rasches Absterben seines noch sehr saftigen Stammes durch die sinkende Temperatur im Herbste bedingt wird. Ab und zu berichten Zeitungen über einzelne Baumindividuen, welche viel zeitiger in Blüte treten als die benachbarten derselben Art. Wiederholt sich dieses Vorkommnis ganz regelmäßig über viele Jahre hinaus, so wird das allgemeine Interesse wachgerufen, zumal eine Erklärung hierfür nicht beizubringen ist. Geradezu berühmt geworden ist der *Marronnier du vingt Mars* im Tuilerien-Garten, der jedes Jahr seinen Gefährten um wenigstens 14 Tage voraus ist, ganz genau am 20. März in voller Blüte stand, ein Schauspiel, das Tausende von Parisern immer wieder anlockte. Ob dieser Praecociflorenbaum noch existiert, ist fraglich, in den sechziger Jahren hatten wir mehrmals Gelegenheit, uns von der Tatsache zu überzeugen.

Bei den Rosen ist das Blühen sehr jugendlicher Individuen häufig beobachtet worden. Hemsley und Diels beziehen sich auf P. de Candolle (Physiologie végétale), welcher erwähnt, daß *Rosa indica* mitunter gleich nach der Keimung und Entwicklung der Primärblätter eine Blumenknospe zeigt. Eben dieselben berichten auch, daß vor Jahren ein Rosensämling im Straßburger botanischen Garten sich dadurch auszeichnete, daß er nach Ausbildung weniger Blätter zur Blütenentfaltung schritt. Ferner berichtet Clos, daß ein aus Samen erzogenes Exemplar der Bengalrose, das 5,5 cm hoch war und vier dreizählige Blätter trug, mit einer Blüte mit dreizähligem Kelche abschloß. Einen sehr typischen Fall teilten uns die Herren Haage & Schmidt, Erfurt, mit (April 1911). In ihrer Gärtnerei blüht *Rosa polyantha multiflora* im ersten Jahre in der Aussaatschale und verharrt im zweiten Jahre, wenn in größere Töpfe verpflanzt, in diesem Zustande, willig weiterwachsend. Sir J. Harry Veitch, Direktor der Royal Exotic Nursery Chelsea, schrieb uns (27. Dezember 1911) folgendes: „Als das auffälligste, mir bekannte Beispiel von Praecocifloren kann ich Rosensämlinge anführen, die hier bei uns innerhalb 3 Monaten nach der Keimung in Blüte standen. Rose *Frau Carl Druschke*

× *White Maman Crochet* blühte im Juni 1911, nachdem der Same im Dezember 1910 ausgesät war. Rose *Caroline Testout* × *Frau Caroline Druschke* entwickelte Blüten Juni 1911, war erst im Februar desselben Jahres ausgesät worden. Eben dasselbe traf ein bei Rose *J. B. Clark* × *Richmond.* Hervorzuheben ist, daß in den hier vorgeführten Fällen die Blumen statt gefüllt wie bei den Eltern, einfach waren." Hier wurde demnach durch die Praecocität des Blühens eine Degenerierung der Blumen herbeigeführt. Die zu Anfang erwähnte *Swietenia Mahagoni* var. *praecociflora* illustriert unser Thema aufs trefflichste. Im botanischen Garten von Trinidad wurden 1895 Samen von *Swietenia Mahagoni* (der Mahagonibaum von Westindien) ziemlich dicht in Schalen ausgesät, und unter den Keimlingen fielen verschiedene dadurch auf, daß sie schon in ganz jugendlichem Alter zu blühen anfingen. Herr Hart, Superintendant jener Gärten, schickte einige derselben als Kuriosität an das Kew-Herbar. Auf eine darauf bezügliche Anfrage antwortete derselbe: „Die Bedingungen bei der Anzucht waren die eben gebräuchlichen, wahrscheinlich trat aber während oder gleich nach der Keimung Wassermangel ein. Was aus den hiergebliebenen Sämlingen geworden ist, erinnere ich mich nicht, sicher weiß ich aber, daß sie später normales Wachstum angenommen haben." Nach den getrockneten Exemplaren stellte Hemsley die Varietät *praecociflora* auf, welche, ganz abgesehen von der geringen Höhe, sich durch Form, Größe und Zahl der Blätter und Blüten wesentlich von der typischen Art unterscheidet.

In einem Garten zu Neapel zog C. Sprenger aus chinesischem Samen mehrere Pflanzen von *Cotinus Coggyria* an, die im jugendlichsten Alter bei nur 25 cm Höhe zur Blüte gelangten. Was später aus denselben geworden, ob sich aus ihnen eine konstante Varietät gebildet, wird leider nicht gesagt.

Vor einigen Jahren hatte im botanischen Garten von Nongko Djadjar (Java) ein sechsmonatiger Sämling des Melonenbaums *Carica Papaya* Frucht angesetzt.

In seiner „Physiologie végétale" schreibt P. de Candolle: „Ich habe im Genfer (botan.) Garten blühende Exemplare von *Pinus canariensis,* die vierjährig nur 3 Fuß hoch waren, obgleich dieser Baum in seiner Heimat eine Höhe von 60 Fuß erreicht.

Warming erwähnt eine *Podocarpus totara,* die bei 3 Zoll Höhe schon Zapfen trug. Sicher dürfte es sich hier um einen Sämling handeln, da, wenn es sich um eine Stecklingspflanze handelte, dies überhaupt nicht der Erwähnung wert gewesen wäre.

Von den beiden Actinostrobusarten *A. pyramidalis* und *A. acuminatus,* letztere als mehr macrophytische Pflanze die Jugendform und Blütenreife verbindend, schreibt Bejerinck: „Sehr entscheidend ist der Einfluß unzureichender Ernährung auf die Ausbildung der Jugendformen bei Topfpflanzen dieser heteroblastischen Koniferen."

Im Kew-Museum findet sich eine Zeichnung von einer keimenden Kokosnuß mit 3 einfachen zweispaltigen Blättern und einer kleinen aus der Schale herauswachsenden Infloreszenz.

Von der bis 100 Fuß hoch werdenden Bambusacee *Dendrocalamus strictus* bildet Sir Dietrich Brandis ein Exemplar ab, welches nur 13 Monate alt war und kaum einen Fuß hoch schon in Blüte stand.

In seiner Monographie der Aloineen erwähnt A. Berger, daß die Gasterien bisweilen im Jugendzustande, d. h. so lange die Blätter noch nicht spiralig angeordnet sind, bereits blühen können.

Daß Sämlinge von Gladiolen und von *Hyacinthus candicans* schon im Jahre der Aussaat nicht selten blühbar werden, dürfte bekannt sein.

Doppelt interessant dürften folgende Beispiele sein, bei welchen es sich um wildwachsende Pflanzen handelt, zumal die Mehrzahl derselben Arten nicht vereinzelte Individuen begreift, welchen diese Eigentümlichkeit anhaftet.

Von *Melia arguta*, einem mäßig hohen Baume Javas, wurden, wie Diels berichtet, Zwergpflanzen gefunden, die nur 6—7 cm hoch waren. Über den Kotyledonen waren die Spuren eines abgefallenen Blattpaares zu erkennen, außerdem trugen sie ein einzelnes tief fiederspaltiges Blatt. Darüber zeigte sich eine einzige große Blüte mit abnorm entwickeltem Kelch, und in der Krone war eines der Petalen verkümmert.

In F. von Müllers „Fragmenta“. VI. p. 52 wird auf einige Zwerggesträuche der Epacridaceen hingewiesen, so *Styphelia collina* var. *alpina*, *S. Fraseri* und *Brachyloma ciliatum* mit nur 1½ Zoll Länge, welche auch ebenso wie *Needhamia pumilio* und *Pentachondra pumila* schon vom ersten Jahre reichlich blühen. Steht hier nun die Praecocität des Blühens mit dem zwergigen Habitus der Pflanzen in direkter Beziehung und zwar so, daß durch erstere die weitere Entwicklung derselben beeinflußt bezw. gehemmt wird? Ähnlich verhält es sich wohl mit *Simsia tenuifolia*, einem nur 5 cm hohen Proteaceenstrauch Westaustraliens, der schon im ersten Jahre seines Daseins zu blühen anfängt. F. von Müller stellte ferner fest, daß von einer einzigen Eucalyptusart eine vegetativ infantile und eine vegetativ erwachsene Form bestehen und jede von beiden durch Blütenreife zu einem vollkommen geschlossenen Lebenszyklus gelangen kann. „Bewurzelte Exemplare von *Eucalyptus cordata* liegen vor“, schreibt derselbe, „die kaum 3 Fuß hoch waren und doch bereits Blüten und Früchte trugen. Auch noch bei anderen Arten dieser Gattung soll ähnliches zuweilen eintreten.

Von *Leptospermum ellipticum*, einem reichverzweigten, etwa 2 m hohen Myrtaceenstrauche Westaustraliens, fand Diels mehrere Sämlinge, die bei einer Höhe von nur 17—25 cm in voller Blüte standen. Eben derselbe stieß auf Sämlinge des etwa 2 m hohen Strauches *Astartea fascicularis* aus derselben Familie, die kaum 0,5 m hoch, bereits blühten.

Niedrige, etwa 15 cm lange und höchstens zweijährige Exemplare der Epacridacee *Leucopogon gibbosus* hatten ganz normale Infloreszenzen entwickelt, während dicht daneben vollverzweigte, 50 cm hohe Exemplare standen, die 5—6 Jahr alt sein mochten.

Von *Hakea ambigua*, einem höchstens 1 m hohen Strauche, brachte Diels ein getrocknetes Exemplar mit, welches, nur 15—20 cm hoch, mit Blüten besetzt war. Noch auffälliger lautet Diels Bericht über einen anderen Proteaceenstrauch, die 1 m hohe *Petrophila diversifolia*. Die in Westaustralien gesammelten Exemplare, deren Alter auf nur wenige Monate geschätzt wurde, hatten bei noch völlig unverzweigter Achse nur 15 cm Höhe erreicht, aber trotzdem bereits Blüten bezw. Fruchtzapfen entwickelt.

In den Wäldern von Trinity-Bay, Westaustralien, wird *Laportea usneoides* teils baumartig und entwickelt einen 8—10 m hohen Stamm, andererseits kennt man sie als ein nur ³/₄ m hohes Kraut, welches durch die hellroten purpurnen Beeren sehr zierend ist. Hier handelt es sich wohl um eine Varietät, die als *nana*, nicht aber als *praecociflora* zu bezeichnen wäre. Ist es nicht auffällig, daß aus anderen Ländern, beispielsweise Südafrika, welches doch inbezug auf Klima und Pflanzenwelt so manche Annäherungen an Australien zeigt und dessen Flora sicher ebenso eingehend durchforscht wurde, Berichte über ähnliche Fälle nicht vorliegen? Darf man daraus folgern, daß Australien einerseits, anderseits die drei Familien Myrtaceen, Epacridaceen, Proteaceen für die Eigentümlichkeit des vorzeitigen Blühens prädestiniert sind? Jedenfalls erscheint eine solche Annahme nicht unwahrscheinlich.

Hemsley (l. c.) zieht noch als weiteres Beispiel einer Praecociflore eine nordamerikanische Eiche heran, indem er schreibt: „Von *Quercus virginiana* gibt Sargent (Silva. Vol. VIII. S. 296) die Beschreibung und Abbildung einer 1—2 Fuß hohen Varietät, welche in den Pine Barrens der südöstlichen Staaten Nordamerikas häufig angetroffen wird. Sie breitet sich durch unterirdische Stämme aus, trägt reichlich Früchte, welche gemeiniglich größer sind als die von großen Bäumen. *Quercus virginiana*, meist 20—40 Fuß hoch, erreicht zuweilen eine Höhe von 60—70 Fuß bei einem Stammdurchmesser von 6—7 Fuß. Professor Sargent gibt das Alter nicht an, in welchem Sämlinge dieser Varietät Blüten und Früchte tragen.“ — Daraufhin richteten wir an den Direktor des Arnold Arboretum die Bitte, uns seine Beobachtungen über Praecocifloren und speziell über die von Hemsley angeführte Varietät der *Quercus virginiana* mitzuteilen. In seiner Antwort (26. Dezember 1911) bemerkt derselbe zunächst, daß dort keine Beobachtungen über derartige Pflanzen gemacht wurden, dann heißt es weiter in seinem Briefe: „I do not think that the shrubby forms of *Quercus virginiana* can be called precocious flowering because these also remain shrubs and never become trees. Many Oaks in our southern states and also in California have this peculiarity.“ Peculiarity wäre hier wohl mit Nanismus gleichbedeutend.

Nach Gegensätzen suchend, tritt einem die Frage entgegen, ob nicht auch Pflanzen vorkommen, vielleicht als Tardifloren zu bezeichnen, welche erst lange, nachdem das normale Alter der Blütenreife erreicht ist, zum Blühen sich bequemen? Vereinzelte Fruchtbäume setzen die Geduld der Besitzer oft auf eine harte

Probe, weil sie trotz aller Mühe nicht zum Blühen gebracht werden können, ein Grund hierfür nicht beizubringen ist. Auch in der freien Natur soll es vorkommen, daß nicht nur Individuen einer Art, sondern auch Arten erst im hohen Alter die Blütenreife erlangen. Daß es selbst Pflanzen gibt, die während einer langen Lebensdauer nur einmal zum Blühen gelangen, damit aber gleichzeitig ihr Dasein abschließen, mag zum Schluß angeführt werden. Erinnert sei dabei an die „hundertjährige Aloe" *Agave americana* und an die berühmte „Talipot Ceylons", *Corypha umbraculifera*, die unter allen Pflanzen der Welt den umfangreichsten Blütenstand (14 m hoch, 12 m breit mit gegen 100000 Blüten) entwickelt, um nach dieser Titanenarbeit sofort dem Tode anheimzufallen.

---

# Wind und Pflanzenwelt.
## Eine Studie.

Von

**Günther H. Kroll**, Berlin.

Die vorliegende Arbeit ist in der Absicht unternommen, möglichst erschöpfend alle die Beziehungen aufzuzeigen, welche zwischen Wind und Pflanzenwelt bestehen.

Ich halte es für zweckmäßig, zunächst eine einleitende Übersicht über diejenigen Werke zu geben, in denen, wenn auch teilweise nur sporadisch, sich Beobachtungen über Windwirkungen im Florenreich finden.

## Literatur.

Warming, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1902.

Holtermann, C., Schwendeners Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.

Preuß, H., Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. Königsberger Dissert. Danzig 1911.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. u. Karsten, G., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena 1908.

Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.

Imhof, E., Die Waldgrenze in der Schweiz. (Gerlands Beitr. z. Geophys. Bd. IV. H. 3. Leipzig 1900.

Solms-Laubach, H. Graf zu, Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1905.

Schübeler, Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873—75.

Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin 1909.

Preda, L., Effeti del libeccio su alcune piante legnose che crescono lungo la costa livornese. (Bull. d. Soc. Bot. Ital. 1901. p. 381 ff.)

Hansen, A., Flora. Bd. 93. 1904. H. 1.)

Kihlmann, O., Pflanzenbiologische Studien in Russisch-Lappland. (Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. T. VI. 1890. Nr. 3.)

Gräbner, P., Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1910.
— Pflanzengeographie. Leipzig 1909.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Bd. II. Marburg 1891.
Borggreve, B., Über die Einwirkung des Sturmes auf die Baumvegetation. (Abhandl. d. naturw. Ver. Bremen. 1872.)
Franke, B., Die Pflanzenkrankheiten. (Handb. d. Botan. von A. Schenk.) Bd. I. 1881.)
Focke, O., Untersuchungen über die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflandes. (Abh. d. naturw. Ver. Bremen. Bd. II. 1871.)
Middendorf, A. v., Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. Übersicht der Natur Nord- und Ost-Sibiriens. Lief. IV. Die Gewächse Sibiriens. 1864.
Knuth, P., Blumen und Insekten auf den nordfriesischen Inseln. Kiel u. Leipzig 1894.
— Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.
Buchenau, F., Über die Vegetationsverhältnisse des Halms u. s. w. (Abh. d. naturw. Ver. Bremen. 1889.)
Schimper, W., Pflanzengeographie. Jena.
— Die indo-malayische Strandflora. Jena 1891.
Christ, H., Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. (Bot. Jahrb. VI. 1885.)
Grisebach, A., Die Vegetation der Erde. Bd. II. Leipzig 1872.
Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887.
Reinke, J., Die ostfriesischen Inseln. Studien über Küstenbildung u. Küstenzerstörung. (Wissenschaftl. Meeresuntersuch. N. F. X. Ergänzungsh. Kiel 1909.)
Engler, A., Die Pflanzenwelt Afrikas. (Die Vegetation der Erde von Engler u. Drude. Leipzig 1910.)
Marloth, Die Narras. *Acanthosicyos horrida* Welw. u. s. w. (Bot. Jahrb. IX. 1888.)
Jentzsch, Geologie. (Handb. d. deutsch. Dünenbaues v. J. Gerhardt. Berlin 1900.)
Wahnschaffe, F., Die Oberflächengestaltung des norddeutschen Flachlandes. Stuttgart 1909.)
Keilhack, Die Wanderdünen Hinterpommerns. (Prometheus. V. 1894.)
Huth, E., Steppenläufer, Windhexen und andere Wirbelkräuter. (Helios. IX. Berlin 1892.)
Hildebrand, F., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
Wildenow, L., Grundriß der Kräuterkunde. Bd. I. Berlin 1831.
Kerner, A., Der Einfluß der Winde auf die Verbreitung der Samen im Hochgebirge. (Zeitschr. d. deutsch. Alpenver. 1871.)
Kny, Über die Flora ozeanischer Inseln. (Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdk. zu Berlin. Bd. II. 1867. H. 3.)
Klein, H., Die botanischen Naturdenkmäler des Großherzogtums Baden u. s. w. Karlsruhe 1904.

Um eine übersichtliche Behandlung des Themas zu ermöglichen, teile ich die Pflanzenwelt ein in Meeres- und Festlandvegetation, wobei ich unter letzterer auch die der ozeanischen Inseln verstehe.

In der Pflanzenwelt des Meeres macht sich der Einfluß des Windes nur mittelbar bemerkbar. Wandern wir an einer Meeresküste entlang, so sehen wir allenthalben aufs Trockene geschleuderte organische und anorganische Massen. Unter ersteren nun nehmen wir zahlreiche Pflanzenteile, auch wohl ganze Pflanzen wahr, die, von ihrem Standort losgerissen oder auch schon frei im Meere schwimmend, infolge der Einwirkung des Windes auf die Bewegung der Wasserfläche herbeigeführt worden sind. Wir haben es hier demnach mit mechanischen Windwirkungen zu tun. Die Gewächse, die freischwimmend der Oberflächenzone angehören, werden beständig durch den Wellenschlag geschüttelt und gestreckt. Sie müssen deshalb, um nicht in kleine Stücke zertrennt zu werden, Schutzmittel hiergegen besitzen. Es bilden sich daher langgestreckte, schmale Formen aus, wie sie uns in den Fucaceen entgegentreten. Kalkinkrustationen werden von zahlreichen Algen zur Festigung ihres Körpers benutzt. Andere Meerespflanzen, die festsitzend dem Anprall der Wogen standzuhalten haben, werden in ähnlicher Weise umgestaltet. Auch hier treten bandförmige Organe auf, z. B. bei *Zostera* das bandartige Blatt. Ferner kommt es zur Ausbildung von mechanischem Gewebe, welches im Zentrum des Stengels zusammengedrängt wird. Endlich besitzen gewisse Algen Verstärkungsrhizoiden in den unteren Teilen des Thallus.

Nun gibt es aber auch Stellen im Meere, wo der Einfluß des Windes jedes Wachstum und Gedeihen wenigstens festsitzender Pflanzen unmöglich macht; es sind dies namentlich die flacheren Küstenstriche, wo wegen der geringen Wassertiefe eine beständige Veränderung des Meeresbodens vor sich geht, und wo infolgedessen keine Pflanze festen Fuß fassen kann. Dagegen entsteht bei denselben Bodenverhältnissen, wenn nur die verderbliche Wirkung des Windes ausgeschaltet ist, eine üppige Vegetation. So kommen Matten von *Zostera marina* und Z. *nana* besonders in windgeschützten, sanft absteigenden Meeresbuchten vor, z. B. in den schleswig-holsteinschen Föhrden.

Sehr wichtig für die Verteilung der Meerespflanzen wird der Einfluß des Windes auch dadurch, daß er vermittelst der Wellenbewegungen den Pflanzen neue Nährstoffe und neuen Sauerstoff zuführt. Wie groß dieser Einfluß ist, zeigen Hansteens Untersuchungen, der eine infolge der verschiedenen Sauerstoff- und Nahrungszufuhr außerhalb und innerhalb der norwegischen Schären gänzlich verschiedene Meeresflora feststellte.

In anderer Weise beeinflußt der Wind die Verteilung der Meerespflanzen, indem er losgerissene Stücke, Sporen oder Samen von solchen über das Meer hintreibt, dadurch neue Standorte schaffend. Ferner bewirkt er Befruchtung bei den submers blühenden Zosteraarten, indem er den fadenförmig gestalteten Pollen mit den Narben vermittelst der Wellenbewegungen in Berührung bringt.

In Binnengewässern zeigen sich analoge Verhältnisse. Auch hier finden wir Anpassungen an Wasserbewegungen (Potamogeton-Arten), auch hier finden Verbreitung und Erschließung neuer Standorte durch den Wind statt; auch die Befruchtung vieler Süßwasser-

pflanzen übernimmt er. So überführt er den Pollen bei *Zannichellia, Callitriche* und *Najas* und treibt die kleinen, sich losreißenden männlichen Blüten von *Vallisneria* zu den auf der Wasseroberfläche schwimmenden weiblichen hin.

Wir kommen zur Festlandvegetation.

Wandern wir an unserem heimischen Ostseestrande entlang, so bemerken wir, daß unter dem Einfluß der häufigen Seewinde die Küstenlandschaft ein ganz eigenartiges Gepräge erhalten hat: die dem Meere zu stehenden Bäume sind niedrig, die Stämme in der herrschenden Windrichtung gebogen, so daß sie einen exzentrischen Querschnitt haben, dessen größter Radius die herrschende Windrichtung angibt. Die Äste sind gekrümmt und verbogen, die Sprosse meist kurz und verkrüppelt, namentlich auf der Luvseite, wo sie sogar meist absterben, so daß die Bäume auf dieser Seite wie geschoren aussehen. Ist die Gewalt der herrschenden Winde sehr groß, so sinkt der Wald auf der Windseite zu einem Gestrüpp herab, welches sich schließlich in einzelnstehende, vorgeschobene Individuen auflöst. Diese Art der Windwirkung findet sich nun nicht nur an Küsten unseres und anderer Länder, sondern sie tritt auch überall da auf, wo der Wind ungehindert über freie Flächen wehen kann. So zeigt sie sich auch im Gebirge, wo allmählich der Hochwald in Zwergbaumgestrüppe übergeht, die ihrerseits wieder sich in Matten und Felsenfluren verlieren. Solche Gestrüppe sind die Krummholz- oder Legföhrengestrüppe der Hochalpen, die von *Pinus montana,* f. *Pumilio,* f. *uncinata,* f. *Mughus* gebildet werden. Auf den hohen Gebirgen Japans findet sich eine von *Pinus parviflora, Betula, Alnus viridis* u. a. gebildete Gestrüppregion in 2200—2500 m Höhe als Baumgrenze. In den antarktischen Gegenden Amerikas bilden Nothofagus-Arten derartige Grenzgesträuche. Andererseits kann auch der geschlossene Wald plötzlich eine Grenze finden, wie das in den Waldkarpathen an der Huzsla bei 1300 m Höhe der Fall ist, wo ein geschlossener Buchenkrüppelwald die Grenzregion bildet.

Je stärker nun in Gebirgen die Windwirkung ist, um so tiefer wird die Baumgrenze herabgedrückt, so z. B. in den sturmreichen Quertälern am Nordabfall der Alpen, wo Nordwind und Föhn mit verheerender Wucht einherbrausen. In Jütland bezeichnen niedrige, krüppelhafte Buchenbestände, die sich zu dichten Verhauen (Porken) zusammenschließen, die äußerste Waldgrenze nach Westen zu. Sie steigen allmählich gegen Osten an, so daß sie dem dahinterliegenden Walde genügenden Windschutz gewähren, demzufolge er sich voll entwickeln kann. Wo ein derartiger Windschutz fehlt, wie auf dem Plateau der normannischen Insel Sark, kommt kein Baumwuchs zustande. Hier gedeihen Bäume nur in Mulden und Vertiefungen, wo sie ihre Kronen jedoch niemals über die Ränder einer solchen Einsenkung emporzuheben vermögen. Das oben geschilderte Ansteigen des Waldes kann nun auch anstatt in dichten Beständen in anderer Weise vor sich gehen. So ordnen sich die Fichten im Gudbrandsdal in Norwegen an dem Winde stark ausgesetzten Stellen so an, daß ein Mutterstamm durch Absenker der Äste

Tochterstämme erzeugt, die eine Reihe hinter dem Mutterstamme bilden. Nur dadurch also, daß dieser dem Nachwuchs den erforderlichen Windschutz gewährt, kann sich derselbe entwickeln. Hierbei tritt eine Beugung der Bäume, namentlich des Mutterstammes, ein. Eine solche einseitige Wachstumsbeeinflussung zeigt sich auch an den Bäumen der norwegischen Westküste, welche sämtlich unter der Einwirkung vorwiegend westlicher Seewinde nach Osten zu geneigt sind. Dieser schiefe Wuchs (Säbelwuchs) kommt dadurch zustande, daß in jedem Jahre die jungen Triebe nach der dem Winde abgewendeten Seite hin verbogen werden. Schöne Darstellungen solcher einseitigen Deformierung finden sich bei Klein. Werden nun im Frühjahr nicht nur die neuen Triebe nach einer Richtung hin gebogen, sondern auch am Höherwachsen gehindert, so macht sich dies durch vermehrtes Wachstum von Seitensprossen bemerkbar. So sieht man an der livornesischen Küste *Juniperus phoenicea* und *Tamarix gallica* in verbogenen Formen sowie Zweige von *Phillyrea* und anderen Gesträuchen, die miteinander verstrickt sind, am Boden hinkriechen und sich ihm anschmiegen. Ähnliche Erscheinungen schildert Hansen für die Insel St. Honorat bei Cannes. Die gleichen krüppelhaft-verbogenen Baumformen, wie sie Preda beschreibt, zeigt eine Abbildung des Gespensterwaldes bei Warnemünde, welche Preuß liefert.

Am eingehendsten hat die besprochenen Erscheinungen Kihlmann behandelt, bei dessen Ausführungen wir noch etwas verweilen müssen. Auch in Russisch-Lappland sind es besonders Nordweststürme, die der Vegetation ihr Gepräge verleihen, wie sich leicht daraus erkennen läßt, daß auf den Gebirgshöhen bei Woroninsk und im Hügellande südlich von Lejjawr die Wipfel umgebrochener Nadelhölzer immer gegen Südosten gekehrt sind. An freien Stellen unterscheidet sich ferner überall die Vegetation der Nordwestseite von der der Südostseite. Während z. B. Felsblöcke und kleine Bodenerhebungen auf der Nordwestseite infolge des Einflusses der vorherrschenden Winde gänzlich pflanzenlos sind, tragen sie auf der Südostseite Strauchflechten oder Reiser, welche letztere jedoch ihre Zweige nur bis zum Rande der Erhöhung treiben, da sie dann der scherenden Wirkung des Windes zum Opfer fallen. Solche Vegetationsbilder gibt es bei Orlow und auf den Strandplateaus von Gawrilowa und Swjätoj-nos. Eine besondere Art der Veränderung von Baumformen durch den Wind ist die Mattenbildung. An ihr beteiligen sich Fichten, Wachholder und Birken. Die Pflanzen erreichen in diesem Falle nur die Höhe des umgebenden Reiserfilzes, weil ja alle sich höher erhebenden Zweigspitzen vom Winde getötet werden. Dafür findet aber ein starkes Wachstum von Seitenzweigen in der herrschenden Windrichtung statt, so daß solche Matten bis 5 m Länge bei *Picea* und bis 3 m Länge bei *Juniperus* und *Betula* erreichen. Einen ganz eigenartigen Anblick gewähren solche Mattensträucher, wenn sie am Rande einer steil abfallenden Felswand wachsen und ihre horizontalen, der Windrichtung folgenden Stämme und Äste, über den Abgrund hinausragend, gewissermaßen eine Fortsetzung des Plateaus bilden.

An solchen Stellen, wo in Bodeneinsenkungen reichlichere Schneeansammlung stattfindet, haben die Bäume einen etwas höheren Stamm. Es findet folgendes statt: Wachsen die Spitzen der Stämme über die Schneedecke hinaus, so sterben sie unter dem Einfluß des Windes ab, und es kommt zur Bildung zahlreicher Seitenzweige, die nun bis zur Oberfläche der Schneedecke fortwachsen, wo ihre Spitzen ebenfalls den Windtod erleiden. Durch Wiederholung dieser Vorgänge entsteht ein tischartiges Bäumchen, dessen Oberfläche ungefähr mit der der Schneedecke zusammenfällt. Solche Tischformen bilden *Juniperus*, *Betula* und *Picea excelsa*, wobei letztere, da sie windfester ist, sogar zahlreiche Triebe über die Schneedecke emportreibt.

Gänzliche Baumlosigkeit findet sich infolge der Windwirkung in den nördlichen Tundren Russisch-Lapplands, in der ungarischen Tiefebene, wo der fast konstant wehende trockene Wind jede höhere Pflanze zum Absterben bringt, in den Paramos der Kordilleren und den Punas Perus. Aber nicht nur die Baumlosigkeit vieler Erdstriche ist auf Rechnung der schädlichen Wirkung der Winde zu setzen, sondern diese äußert sich auch in dem Fehlen bezw. beschränkten Vorkommen anderer Gewächse. So werden die dem Winde am meisten ausgesetzten Stellen in Russisch-Lappland von den Cladinen gemieden. Nach ihrer verschiedenen Windfestigkeit lassen sich dort drei Haupttypen von Flechtenheiden unterscheiden, nämlich erstens die Alectoria-Heide, welche am besten dem Winde standhält, zweitens die Platysma- und Cetraria-Heide und drittens die Cladina-, Sphaerophoron- und Stereocaulon-Heide, die am wenigsten windige Stellen liebt.

Am Schlusse der Betrachtung der mechanischen Windwirkungen haben wir nun noch einen Blick auf die Erscheinungen des Windwurfes und Windbruches zu werfen. Bei letzterem werden die Stämme in einer gewissen Höhe über dem Erdboden abgebrochen, bei ersterem stürzen sie mit einseitigem Ausheben der Wurzelkronen. Bemerkenswert ist hierbei, daß der Windwurf in Gebirgen an der Windseite geringer ist als an den Hängen, an denen der Sturm zu Tal geht. Dies hat seinen Grund darin, daß der aufwärts gehende Wind immer nur einen Teil der Baumkronen fassen kann, wodurch seine Kraft geschwächt wird, während er beim Abwärtswehen voll angreifen kann. Windwurf und Windbruch tun nun entweder strichweise Schaden, oder es können in einem gleichmäßigen, alten Bestande ganze Komplexe umgelegt werden, welches letztere auf Zyklone zurückzuführen sein dürfte. Großen Schaden richten Windbrüche besonders in den tropischen Kakaokulturen an, wo nicht nur ganze Bäume, sondern auch die Gabelungen der Hauptäste auseinandergebrochen werden.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Gründe der schädlichen Wirkung der Winde auf die Pflanzenwelt.

Borggreve, der den Baumwuchs sowohl an den deutschen Nord- und Ostseeküsten, als auch in den Alpen und im Mittelmeergebiet untersucht hat, ist der Ansicht, daß lediglich die gegenseitige Reibung und Peitschung der dem Winde ausgesetzten Äste

ihr Absterben und damit die Deformierung der Individuen veranlaßt. Gleicher Meinung ist Frank, der im Windbruche die Ursache für die Verkrüppelung der Baumformen erblickt. Grisebach und v. Klinggräf wiederum sehen in der Herabsetzung der Temperatur und dem dadurch bedingten Erfrieren der Zweige an der Luvseite die Ursache der besprochenen Erscheinung. Falk behauptet, neben dem gegenseitigen Reiben und Peitschen der Zweige komme noch der Salzgehalt der Seewinde als verderbenbringender Faktor in Frage. Middendorf nimmt an, daß weniger die starke Bewegung der Luft selbst schädlich wirke, als vielmehr die zu hohe Feuchtigkeit derselben. Wiesner, Warming und Kihlmann endlich halten die durch den Wind hervorgerufene übermäßige Verdunstung für den eigentlich schädigenden Faktor, neben dem andere, oben angeführte, nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Der Vorgang wäre hierbei folgender: Die den Pflanzen angrenzenden Luftteile werden bei ruhiger Luft dampfreich, wodurch die Transpiration gehemmt wird. Wenn nun Luftbewegungen entstehen, so werden die dampfreichen Luftteilchen weggeführt und es tritt erhöhte Transpiration ein. Diese Wirkung des Windes tritt natürlich in noch weit höherem Maße ein, wenn der Boden gefroren ist, so daß eine schnelle Ergänzung des durch die Transpiration verlorengehenden Wassers nicht möglich ist.

Daß tatsächlich für die besprochenen Erscheinungen erhöhte Transpiration vor allem als Erklärungsgrund in Frage kommt, scheint mir schon daraus hervorzugehen, daß die Bodenvegetation eines lichten Kiefernwaldes, durch den der Wind leicht hindurchgehen kann, xerophilen Bau zeigt.

Welche Mittel schützen nun die Pflanzen einerseits vor der rein mechanischen, andererseits vor der austrocknenden Wirkung des Windes?

Was zunächst die Befestigung des Pflanzenkörpers gegenüber der Gewalt des Windes anlangt, so sehen wir, wie Gewächse, deren Standorte dem Wind sehr ausgesetzt sind, sich fest im Boden verankern. Dies geschieht einmal durch Ausbildung stark bewurzelter Seitentriebe, ein anderes Mal durch stark verzweigte, tiefgehende Wurzeln und weithin kriechende Rhizome, wie es Knuth, Buchenau und Schröter beobachtet haben. Sehr schön zeigen die starke Wurzelbefestigung die Mangroven. Hier finden wir ein strahliges Gestell bogenförmig gekrümmter Wurzeln, z. B. bei *Rhizophora mucronata*. Daß dieses Wurzelgestell dem Einfluß des Windes zuzuschreiben ist, dessen Macht sich durch Benutzung des Wassers in Gestalt der Brandung verstärkt, läßt sich leicht daraus erkennen, daß die Pflanzen, wenn sie nicht im bewegten Küstenwasser, sondern auf trockenem Boden wachsen, dieses Stelzwurzelgestell nicht ausbilden.

Außer den besprochenen Stelzen finden sich nun bei einigen Pandanusarten des offenen Strandes als weitere Befestigungsmittel zahlreiche, von ben Ästen herabwachsende Wurzeln, welche die Krone im Substrat verankern. Bei den Mangroven, denen das

Wurzelgestell fehlt, finden wir horizontale Wurzeln von oft ungeheurer Länge.

Um vor Windwurf sicher zu sein, muß nun die Pflanze nicht nur im Boden fest verankert sein, sondern es müssen auch ihre über der Erde befindlichen Teile gegen Zerbrechen bezw. Zerreißen möglichst geschützt sein. Daher treten uns Stämme und Stengel als biegungsfest gebaute Organe entgegen, wie dies Schwendener überzeugend dargetan hat. So bilden die mechanischen Zellen einen peripherischen Ring in Moosstengeln, bei einheimischen Farnen und bei *Equisetum telmateja*. Am schönsten zeigt sich die biegungsfeste Konstruktion bei den tropischen Bambusen, wo wir ebenfalls in der Peripherie mächtige Baststränge antreffen.

Bei der Betrachtung der Blätter, die neben den Stämmen besonders dem Ungestüm des Windes preisgegeben sind, nehmen wir gleichfalls zahlreiche, äußerst zweckmäßige Einrichtungen wahr, die die Spreite vor dem Zerreißen und Zerbrechen schützen sollen. Bei vielen Gramineen und Cyperaceen verbinden I-förmige Träger die obere und untere Blattspreite miteinander, infolgedessen die Blätter gegen das Einknicken geschützt sind. Ebenso finden sich häufig Komplexe mechanischer Zellen in der Nähe des Blattrandes *(Phormium tenax)* sowie denselben begleitende bogige Gefäßbündel, um das Einreißen desselben zu verhindern. Wo dies nicht der Fall ist, tritt, namentlich bei größeren Blättern (Musa-Arten), regelmäßig ein Einreißen der Spreiten ein.

Kommen wir zu den Faktoren, welche die Pflanzen gegen den schädlichen Einfluß einer zu hohen oder zu ungeeigneter Jahreszeit stattfindenden Verdunstung schützen, so fällt uns zunächst die große Bedeutung der Schneebedeckung in die Augen.

Wie wir oben schon sahen, sind in Russisch-Lappland Bäume und Sträucher nur so hoch ihre Zweige zu entwickeln imstande, wie sie von Schnee bedeckt sind. Dasselbe ist nach Schröter auch in den Alpen der Fall. Ferner beobachtete Sorauer, daß die Saaten auf der dem Winde abgekehrten Seite der Furchen selbst bei geringer Schneebedeckung gediehen, während sie auf der Luvseite, wo der Schnee durch den Wind hinweggeführt wurde, zugrunde gingen.

Wie der Schnee, so hindert auch eine Decke organischer Reste die Transpiration.

Wir kommen nun zu den Fällen, in denen die Gewächse sich selbst im Laufe der Entwicklungsgeschichte anatomisch und morphologisch einer gesteigerten oder unzeitgemäßen Transpiration angepaßt haben.

Eine Herabsetzung der Verdunstung wird zunächst dadurch erreicht, daß die Pflanzen die transpirierende Oberfläche verkleinern. So rollen bei trockenem Wetter viele Gramineen ihre Blätter zusammen, z. B. *Calamagrostis arenaria*, *Weingaertneria canescens* und andere Dünen- und Steppengräser. Die günstige Wirkung des Einrollens beruht nicht nur auf der Verkleinerung der Oberfläche, sondern auch darauf, daß die Spaltöffnungen in die innere Höhlung zu liegen kommen, wo der Wind nicht hinstreichen kann. Auch

bei Dikotylen findet das Einrollen der Blätter statt, so bei *Ledum palustre, Erica tetralix* u. a.

Eine ähnliche Art des Schutzes gegen Transpiration ist die dauernde Verkleinerung der Blatt- bezw. Sproßflächen. Hierher gehören: Das Nadelblatt, welches lang, schmal-linealisch und stark kutikularisiert ist. Diese Blattform tritt uns besonders schön in den aus *Pinus canariensis* bestehenden Pinares der kanarischen Inseln entgegen, die in einer Höhe von 1600—2000 m an trocknen Abhängen vorkommen.

Eine dem pinoiden Blatt nahestehende Form ist das ericoide Blatt, welches wir schon kennen lernten (Rollblatt). Es findet sich besonders bei Ericaceen, Proteaceen, Myrtaceen, südafrikanischen Thymelaeaceen, Kompositen und Rubiaceen. Weiter zu erwähnen von hierhergehörigen Blattformen sind schuppenähnliche, fadenförmige und juncoide Blätter, die bei Cupressoideen, grasähnlichen Monokotylen Australiens *(Xanthorrhoea* und *Kingia)* und Juncaceen auftreten.

Was die xerophilen Sproßformen anlangt, so sind bei diesen entweder sehr reduzierte oder doch bald abfallende Blätter vorhanden. In diesen Fällen haben die Sprosse die Funktion der Blätter übernommen, die Spaltöffnungen und das Assimilationsgewebe sind meist in Furchen des Sprosses eingesenkt, um eine möglichst geringe Verdunstung zu ermöglichen. Hierher gehört z. B. der Rutensproß, wie er bei *Genista, Cytisus* und *Casuarina* auftritt. Als xerophile Sproßformen sind ferner zu betrachten: die nadelförmigen Kladodien von *Asparagus,* Dornensprosse, wie sie bei *Colletia* auftreten, und endlich die Kakteenformen, wie sie *Cactaceae,* viele *Euphorbiaceae* u. a. zeigen.

Aber auch durch Bedeckung der Organe mit Haaren, Wachsüberzügen u. s. w. wird eine Verminderung der Verdunstung herbeigeführt. Bei zahlreichen Dünen- und Steppengräsern bleiben die unteren Blatteile nach dem Absterben der oberen stehen, setzen die Verdunstung herab und dienen zugleich zur Aufsammlung von Wasser. Solche Gräser sind *Nardus stricta, Aristida pungens* und *Scirpus paradoxus* (Tunikagräser).

Was die schon oben erwähnten Spaltöffnungen anlangt, so schließen sie sich, wie Schwendener nachgewiesen hat, wenn die Gefahr starker Verdunstung vorhanden ist und umgekehrt. Diese Spaltöffnungen werden nun je nach den klimatischen Verhältnissen auf beiden oder nur auf einer Seite des Blattes ausgebildet. Sie werden einzeln oder zu vielen in Gruben oder Rinnen eingesenkt z. B. bei den Proteaceen Australiens, wo sie überdies noch von Wollhaaren bedeckt sind.

Wir kommen nun zu einer Gruppe rein morphologischer Anpassungen an vermehrte Transpiration. Eine solche ist zunächst der Zwergwuchs, wie er sich an Baum- und polaren Waldgrenzen findet.

Werden solche Zwerggewächse nun sehr niedrig, schließen sich ihre Zweige und die benachbarter Individuen eng zusammen, so kommt es zur Polsterbildung. Diese bietet zweierlei Vorteile

gegenüber der austrocknenden Wirkung des Windes. Einmal stehen die Zweige der Einzelpflanzen so dicht beieinander, daß sie sich gegenseitig Windschutz gewähren, zweitens sind solche Polster befähigt, schwammartig Wasser aufzusaugen, kapillar festzuhalten und so der Gefahr des Vertrocknens zu entgehen. Solche Polster kommen vor in den Hochgebirgen Südamerikas *(Azorella)*, auf den Kerguelen *(Acaena)* und in Steppen und Wüsten *(Anabasis aretioïdes)*. Für die Alpen hat Schröter sie eingehend behandelt. Hier wachsen in Polstern *Androsace helvetica, Alsine sedoïdes, Silene excapa* u. a. Weitere morphologische Anpassungen an erhöhte Verdunstung sind Rosetten- und Rasenbildung. Erstere zeigt sich in den Alpen bei *Saxifraga aizoon, Saxifraga cotyledon,* (wie ja die Saxifraga-Arten auch bei uns rosettenbildend sind), *Draba aizoïdes, Kernera saxatilis* u. a. Der Vorteil der Rosettenbildung liegt klar auf der Hand: Die dem Boden angedrückten Blätter bieten dem austrocknenden Winde kein Angriffsfeld, der vielmehr fast wirkungslos über sie hinstreicht, zumal wenn die Rosetten sich in Vertiefungen zwischen Gesteinstücken ausbreiten.

Was endlich die Rasenbildung anlangt, so liegen bei ihr die Verhältnisse wie bei der Polsterbildung: Erstens wird Wasser zwischen den dicht nebeneinander stehenden Trieben kapillar festgehalten, zweitens schützen sich die einzelnen Stengel gegenseitig, so daß nur immer die äußersten in höherem Maße unter heftiger Transpiration zu leiden haben, was aber dadurch ausgeglichen wird, daß von innen Wasser als Ersatz zugeführt werden kann. Rasenbildende Arten der Alpen sind: *Phyteuma corniculatum, Bupleurum stellatum* und *Carex mucronata*. Bei uns bilden zahlreiche Gramineen dichte Rasen *(Weingaertneria)*.

Wir wenden uns nun dem mechanischen Einfluß des Windes auf den Boden und damit mittelbar auf die Pflanzenwelt zu.

Der Wind wirkt in Bezug auf den Boden der Festländer einerseits aufbauend, andererseits zerstörend. Diese aufbauende bezw. zerstörende Gewalt des Windes tritt uns besonders in Gegenden mit losem Sandboden z. B. an Küsten und in Wüsten entgegen.

An der Nordsee gehen die ersten Dünenanfänge aus feuchten Sandplatten hervor, die durch Anwachsen von Sandbänken über das Niveau des Meeres entstanden sind. Unter günstigen Verhältnissen siedeln sich nun auf solchen Sandplatten Exemplare von *Triticum junceum* an, die als dünenbildende Pflanze von hoher Bedeutung ist. Dieses Gras, welches an Salzgehalt des Bodens gebunden ist, fängt den vom Winde herbeigeführten Sand mit der unteren Hälfte seines Halmes auf, so daß Miniaturdünen entstehen, die allmählich die Pflanze zu begraben drohen. Doch dies geschieht keineswegs, vielmehr wächst mit der Dünenhöhe auch das *Triticum junceum*. Solche Dünen können eine Höhe von 3 m erreichen. Sobald die Überflutungen dieser Dünen aufhören, beginnt auch der Salzgehalt des Bodens, der durch den Regen ausgewaschen wird, zu schwinden, das *Triticum junceum* kommt nicht mehr fort. An seine Stelle, — die Düne ist nun schon durch die Wurzeln des

*Triticum* in gewissem Maße fest geworden, — treten hohe Dünengräser wie *Calamagrostis arenaria,* und es entsteht die sekundäre Sandgrasdüne. Der Boden wird jetzt fester und fester, andere Gewächse siedeln sich an, und schließlich ist eine tertiäre bewachsene Düne vorhanden, auf der z. B. *Hippophaë rhamnoïdes* Gesträuche bildet. In etwas anderer Weise vollzieht sich am Strande der Ostsee die Dünenbildung. Hier ist die wichtigste Dünenpflanze *Hordeum arenarium.* Im übrigen ist der Verlauf der Dünenentwicklung fast der gleiche wie an der Nordsee. Mit der grauen oder festliegenden Düne erreicht die Dünenentwicklung ihren Abschluß. Diese Düne ist dann vorhanden, wenn der Boden so fest geworden ist, daß eine Verletzung desselben durch den Wind nicht mehr oder doch nur selten vorkommt. Die graue Düne ist bewachsen mit Moosen, Flechten und Blütenpflanzen, die ihr einen graugrünen Ton verleihen.

Solche Verhältnisse nun, wie wir sie soeben besprochen haben, finden sich nicht nur an unserer deutschen, sondern auch an anderen Küsten und in Binnenländern, wo weite Sandflächen dem Angriff des Windes ausgesetzt sind.

So werden nach Engler in den Aregs Nordafrikas Dünen gebildet, indem sich um Stämme von Tamarisken, *Genista raetam, Calligonum* oder *Astragalus gombo* Sand ansammelt, der die Pflanzen nach und nach bedeckt. Geht nun ein kräftiger Regen hernieder, so schlagen die begrabenen Pflanzen wieder aus, durchbrechen die Sanddecke und wachsen empor, worauf das Spiel von neuem beginnt.

Ähnliche Erscheinungen zeigen sich auch in Deutsch-Südwest-Afrika, wo besonders das Verhalten von *Acanthosicyos horrida* auffallend ist. Dieser Strauch ist blattlos, besitzt jedoch dicht gedrängte, paarweise Dornen in so großer Anzahl, daß undurchdringliche Gebüsche von Mannshöhe entstehen. Seine Wurzeln werden bis 15 m lang, und dringen tief in den Erdboden ein. Wie in Nordafrika um Tamarisken, so häufen sich die herbeigeführten Sande auch um die Stämme dieser Büsche auf, doch auch hier wachsen die Sprosse mit dem Sande und schließlich über ihn hinaus.

Betrachten wir nun die Merkmale, welche den auf dem Winde ausgesetzten Sandböden wachsenden Pflanzen zukommen, so finden wir: Weit kriechende Rhizome *(Ipomoea pes caprae)*, Blätter, welche durch Wachsüberzüge *(Eryngium maritimum)*, Wollhaare *(Antennaria)*, schmale, ledrige Beschaffenheit *(Hippophaë rhamnoïdes)* geschützt oder gar durch Dornen *(Acanthosicyos horrida)* ersetzt sind.

Wichtiger als die aufbauende ist nun die zerstörende Wirkung des Windes.

Reinke hat beobachtet, daß der Wind im Innern der ostfriesischen Insel Juist die Pflanzendecke der Dünen zerrissen und die dadurch der Festigkeit beraubten Dünen selbst ausgekehlt hat. Die Folge dieses Vorganges war, daß sich an den entblößten Stellen *Psamma* in großer Menge ansiedelte und *Salix repens* ebenfalls wieder neue Triebe hervorbrachte.

Wenn „langgestreckte Windrisse nach verschiedenen Richtungen in die Sandmassen einschneiden“[1], so entstehen die sogenannten Kupsten[2]. Die Flora derselben besteht entweder aus Sandgrasheide oder kleinen Beständen von *Salix*. Diese Kupsten treten zumeist in größerer Anzahl auf und bilden ein Kupstengelände. Wird nun nicht nur ein Teil einer Düne von Pflanzen entblößt, sondern ein ganzes Dünensystem seiner Vegetation beraubt, so entsteht eine Wanderdüne. Diese ist von hervorragender Bedeutung für die Pflanzenwelt der Küsten. Ihr Fortschreiten findet in der Weise statt, daß die Sandkörner der Luvseite bei starkem Winde fortwährend über den Kamm hinweggetrieben werden und sich an der Leeseite wieder ablagern, so daß die Düne in dem Maße fortschreitet, wie sie vorher allmählich abgetragen wird. Hat eine solche Düne einmal zu wandern angefangen, so kann sich nach Preuß auf natürlichem Wege ihre Festlegung niemals vollziehen, daher sie in ihrem größten Teile vegetationslos ist. Nur zuweilen siedeln sich Chroococcaceen, Oscillariaceen und andere Algen an, die jedoch bald wieder von herbeigewehtem Sande begraben werden. Trifft eine solche Düne nun auf Wald, so beginnt derselbe allmählich zu versanden. Höher und höher wird die gleitende Masse, und im Laufe der Zeit verschwindet der ganze Wald in dem weißen Grabe. Wandert eine solche Düne dann weiter, so kommen die Reste des verschütteten Waldes wieder zum Vorschein. Tritt jedoch nicht völlige Verschüttung ein, so ist es möglich, daß die Bäume die Versandung bis zu einer gewissen Stammhöhe überdauern. So erzeugen Kiefern, die ihr Höhenwachstum beendet haben, eine Krone, welche sich flach auf dem Sande ausbreitet.

Außer der Versandung durch Wanderdünen sind namentlich für die Flora der Hochwälder Verwehungen, die nur einige Zentimeter betragen, von hoher Bedeutung. Die Bodenflora der Nadelholzwaldungen paßt sich, da sie mit xerophilem Bau ausgerüstet ist, geringen Sandverwehungen ohne Schwierigkeit an; anders jedoch ist es in Buchenwäldern. Hier veranlaßt eine minimale Zuführung von Sand ein Schwinden der typischen Bodenflora. Dafür finden sich andere, teilweise der Dünenflora angehörige Gewächse ein, wie z. B. *Calamagrostis epigea*, *Hordeum arenarium* und *Sedum acre*.

Wir hätten nun noch die Zerstörungen zu betrachten, welche durch die Brandung an den Küsten und damit auch in der Pflanzenwelt derselben angerichtet werden.

Bedeutend sind die Veränderungen, die im Laufe der Zeit an der Nordseeküste stattgefunden haben. Die Dünenzüge, die sich auf den vorhandenen Nehrungen befanden, sind durch die zerstörende Kraft der Nordseewellen oft durchbrochen worden, und das hinter ihnen liegende Marschland verwandelte sich dadurch in das Wattenmeer. Daß damit auch eine bedeutende floristische

[1] Jentzsch, p. 66.
[2] Litauisch Kupsta = kleine Erhöhung (zitiert nach Preuß).

Veränderung Hand in Hand ging, versteht sich von selbst. Charakteristische Beispiele von Landverlusten durch Meereswellen sind ferner Helgoland und die deutsche Ostseeküste in Arkona auf Rügen, wo leicht zerstörbare Schichten (Kreide) vorhanden sind. Bedeutende Veränderungen der Küste und damit der Pflanzenwelt habe ich selbst bei Reval an der Ostseeküste beobachtet, wo alljährlich zur Zeit der Frühjahrs- und Herbststürme das Meer bis an die aus Geschiebemergeln, Tonen und Sanden bestehende Steilküste vordringt, diese unterwäscht und so den Absturz ganzer Wald- und Wiesenstreifen veranlaßt. In derselben Weise hat auf der ostfriesischen Insel Juist das Meer in den letzten zehn Jahren westlich von Hall-Ohms-Glopp die 20 m hohe Düne in einer Tiefe von etwa 50 m landeinwärts weggerissen, so daß, wenn nicht durch Steinbuhnen eine Schutzwehr geschaffen wird, die ganze Insel mit ihrem Pflanzenwuchs den sturmgepeitschten Meereswellen zum Opfer fallen muß.

Wir wenden uns nun der Bedeutung der Winde zu, welche sie als Regenbringer für die Pflanzenwelt der Erde haben.

Wenn ein vom Meere kommender, mit Wasserdampf gesättigter Wind auf ein Gebirge eines Kontinents trifft, so wird er zum Aufsteigen gezwungen. Dabei tritt Verdünnung und Abkühlung ein, und der Wasserdampf fällt als Regen zur Erde. So schlägt sich die Feuchtigkeit der westlichen Äquatorialwinde an den Anden im Süden von Südamerika nieder, infolgedessen hier ein sehr üppiger Wald, der antarktische Regenwald, entsteht. Dieser Wald reicht von 36° südlicher Breite bis zum Feuerland und bedeckt das Land vom Meere bis zu einer Höhe von 1700—2000 m. In Ostasien ist es der Südwestmonsun, der den im Winter herrschenden Nordostpassat ablöst und reichliche Frühjahrsregen herbeiführt. Der gleiche Wind ist der Regenspender für das vorderindische Gebiet. Er büßt jedoch an der Westküste am Western Ghat einen großen Teil seiner Feuchtigkeit ein, so daß auf dem Plateau von Dekan an manchen Stellen völlig regenlose Zonen vorhanden sind. In den vom Regen getroffenen Gebieten entstehen aus Bambusen, Calamus-Arten und anderen Pflanzen zusammengesetzte Dickichte (Dschungeln). Der Südwestmonsun ist es auch, der im eigentlichen Monsungebiet, welches sich vom tropischen Himalaya über die malesischen Inseln bis zum tropischen Australien und Neuseeland erstreckt, die fruchtbaren Regenfälle verursacht. Hier finden wir als charakteristischsten Pflanzenverein den tropischen Regenwald. Zahlreich sind die Anpassungen an Windwirkungen, die sich in diesen Wäldern beobachten lassen. Zunächst kämen hier Tafel- und Stützwurzeln in Frage. Erstere sind viele Male höher als breit, gleichen also senkrecht aufgestellten Tafeln und finden sich namentlich bei Bäumen mit riesigen Stämmen, dienen also dazu, diesen einen festen Halt im Boden zu geben gegen die besonders die Krone als Angriffsfeld benutzende Kraft des Windes. Solche Tafelwurzeln sind vorhanden bei Ficus- und Bombaxarten, bei *Myristica, Sterculia* u. a. Eine ähnliche, schon oben besprochene Anpassung an Druckwirkung des Windes sind Stützwurzeln, wie

sie bei *Pandanus* und niedrigen Palmenarten vorkommen. Eine weitere merkwürdige Erscheinung ist die Anpassung vieler Pflanzen des tropischen Regenwaldes an zu große Verdunstung, eine Erscheinung, die sich daraus erklären läßt, daß am Vormittag in der Tat eine starke Transpiration stattfindet, während erst am Nachmittag die Regenfälle beginnen. Man findet hier oft eingesenkte Spaltöffnungen, stark kutikularisierte Epidermen, Wassergewebe u. s. w. Im mexikanischen Gebiet sind es die sich am östlichen Abhang der Kordilleren niederschlagenden, vom Passat herbeigeführten Regenmengen, welche eine äußerst üppige Vegetation hervorrufen. Bei einer Regenzeit von 8—9 Monaten finden sich hier feuchte, aus immergrünen Bäumen bestehende Gebirgswälder, in denen Orchideen in größter Mannigfaltigkeit auftreten. Auf den Antillen herrscht auf der Nordseite ebenfalls ein feuchtes Klima, weil hier der Passat an den Gebirgen seine Wassermassen entladet. Im nördlichen Teil von Südamerika herrschen fast ununterbrochen östliche und nordöstliche Winde, die, vom Atlantischen Ozean herwehend, an Wasserdampf so reich sind, daß schon bei geringer Abkühlung Regenfälle eintreten, zumal Gebirgsketten die Küste des Karaïbischen Meeres begleiten, an denen die Seewinde eine Schranke finden. So sehen wir denn hier große Wälder, wie sie auch in Mittelamerika, wo dieselben klimatischen Verhältnisse herrschen, vorhanden sind. Kommen wir zu Brasilien, so bemerken wir, daß in diesem Lande der Südostpassat herrscht, welcher über den Kontinent bis zu den Anden hinweht. Im Südosten wird dieser Wind von der Serra do Mar aufgefangen, auf der sich infolgedessen die üppigsten Wälder entwickeln. An denjenigen Küstenstrichen Südamerikas, an denen keine vorgelagerten Gebirge den Südostpassat abfangen, streicht derselbe über den Kontinent bis zur Ostseite der Anden hin, wo er seine Wassermassen entladet, so daß hier günstige Bedingungen für die Entwicklung reichen Pflanzenlebens vorliegen.

Wenn nun, wie wir es im Bisherigen sahen, vorgelagerte Gebirge den regenbringenden Winden die Feuchtigkeit entziehen, so müssen dieselben, nachdem sie den Kamm der Gebirgsketten überschritten haben, als trockene Winde, die außerdem durch die zunehmende Verdichtung wärmer werden, zu Tal wehen (Föhn). So sehen wir infolge des trockenen Föhns die Mediterranvegetation in die Alpentäler vordringen. Wir sehen ferner, wie sich im Innern von großen Kontinenten Steppen, Savannen und Wüsten vorfinden unter dem Einfluß solcher Winde, deren Feuchtigkeit von Küstengebirgen und Wäldern aufgenommen worden ist. Aber es ist für die Entwicklung regenarmer Formationen nicht einmal nötig, daß Küstengebirge die Wassermengen der Seewinde zum Niederschlagen bringen, sondern es genügt, wenn ein mit Feuchtigkeit gesättigter Wind über weite Ebenen hinstreicht. Auf diesem Wege wird er den größten Teil seiner Feuchtigkeit verlieren. Daher herrscht auch im Innern solcher Kontinente, deren Küsten keine hohen Gebirge aufweisen, ein trockenes, regenarmes Klima.

In solchen regenarmen Gebieten finden sich nun mannigfaltige

Anpassungen von Verdunstung und Wassermangel. Wir bemerken mehrjährige Kräuter und Stauden, die ihre Existenz vornehmlich vermittelst unterirdischer Organe wie Zwiebeln oder Knollen erhalten. Wir finden Wollhaarbekleidungen, Dornen, Kakteenformen und andere Eigentümlichkeiten einer xerophilen Bauart.

Zu solchen Formationen regenarmer Gebiete gehören die Prärieen Nordamerikas. Sie haben eine kurze Vegetationszeit, die durch sporadische Niederschläge eingeleitet wird. Daraus erklärt es sich, daß diesen Prärieen Wälder vollständig fehlen und nur Gräser *(Buchloë, Bouteloua)*, Kräuter und Stauden vorhanden sind.

Eine ähnliche Ausbildung zeigen die Savannen, die ebenfalls der Hauptsache nach aus steifblättrigen, in Rasen wachsenden Gräsern bestehen. Aber neben diesen gibt es hier auch Sträucher und Bäume. Die am dichtesten mit Bäumen bewachsenen Savannen *(Campos-cerrados)* sind „eine Art niedrige, offene, sonnige Wälder mit gekrümmten und gedrehten Stämmen und einer reichen, aus Gräsern, Stauden und zerstreuten kleinen Sträuchern bestehenden Bodenvegetation."[1])

Auch der Skrub Australiens verdankt sein Entstehen und sein Aussehen dem Umstande, daß der Passat, der von Osten her über das Festland hinweht, an den östlichen Bergen seine Feuchtigkeit abgibt und infolgedessen im Innern des Landes als trockner Wind auftritt. Die Gebüsche dieser Formation bestehen aus filzigen, dichten Sträuchern, die zwar immergrün sind, aber eine schmutziggrüne oder braungrüne Farbe besitzen. Die Bauart der Gewächse ist typisch xerophil. Sie haben schmale, oft stechende Blätter vom ericoïden oder pinoïden Typus. Hierzu gehören Proteaceen, Myrtaceen, Mimosaceen u. a.

An der Nordküste von Afrika, wo der Atlas die vom Mittelmeer kommenden Regenmengen auffängt, herrscht eine an mittlere Feuchtigkeit gebundene Vegetation. Wo dagegen kein Küstengebirge vorhanden ist, wie zwischen Oran und Mostaganem, sind Steppen vorhanden, deren Charakterpflanze *Stipa tenacissima* ist.

In Südafrika erreichen die vom Meere kommenden Dampfmassen, die sich an den das Innere einschließenden Bergen verdichten, die Karraofelder nur da, wo durch Taleinschnitte den Seewinden ein Zugang möglich ist. In den Hochebenen jedoch ist die Lufttrockenheit so groß, daß hier Gewächse, die in der Nähe der Küste gut gedeihen, nicht mehr bestehen können. Wir haben infolgedessen eine ausgeprägt xerophile Vegetation vor uns: Die Sträucher sind immergrün, die Blätter klein oder sukkulent, Haarbekleidungen sind häufig. Wir finden zum Teil so dicht mit Sukkulenten gemischte Gesträuchdickichte, daß sie selbst bei größter Trockenheit nicht durch Feuer zu zerstören sind.

In der nordamerikanischen Salzwüste, einer vom Oregon und Kolorado umflossenen Mulde, fehlt jeder Pflanzenwuchs. Dies kommt daher, daß die Gebirge, welche auf allen Seiten die Wüste umgeben, den Wasserdampf einer jeden Luftströmung, woher sie

[1]) Warming, p. 274—275.

auch immer kommen mag, auffangen, so daß er nicht in das Innere der Mulde eindringen kann.

Dieselbe wasserentziehende Wirkung der Gebirge zeigt sich auf Jamaika. Hier wird der von Norden kommende Passat durch die Gebirge der Insel seines Wasserdampfes beraubt, so daß südlich der Gebirgskette Savannenklima herrscht. Dasselbe gilt von den Llanos Venezuelas, denen durch die das Karaïbische Meer begleitenden Gebirge die Feuchtigkeit entzogen wird. Die Folge der Regenarmut dieser Gebiete ist das völlige Fehlen von Baumvegetation.

Wir wenden uns nun der Bedeutung der Winde in Bezug auf die Besiedelung neuer Standorte zu.

Je höher wir nach Norden kommen, um so geringer wird die Zahl der Insekten, die für eine Bestäubung von Blütenpflanzen in Frage kommen. Daher sehen wir denn in jenen Breiten die Windbestäubung in hohem Maße zunehmen.

Wir haben auf Nowaja Semlja 32 %, in Grönland 34 % und in Spitzbergen 37 % anemophile Gewächse. Dies erklärt sich leicht daraus, daß die Windblütler auch in den Gegenden, wo bestäubende Insekten fehlen, fortkommen und vordringen können, weil ihr in ungeheuerer Menge erzeugter Pollen über weite Strecken vom Winde dahingetragen wird.

Es zeigt sich ferner, daß die Anemophilie zunimmt, je mehr ein Standort dem Winde ausgesetzt ist. So haben wir 47 % Windblütler auf den Marschinseln der Nordsee, was seinen Grund darin hat, daß die Insekten solche sturmumbrausten Eilande meiden. Daher denn die an Insektenbestäubung gebundenen Gewächse dort nur in geringer Zahl auftreten.

Beschäftigen wir uns nun mit der direkten Verbreitung von Pflanzen durch den Wind.

Eine außerordentliche ins Auge fallende Erscheinung sind hierbei die sogenannten Steppenläufer oder Windhexen. Von diesen Pflanzen, die sich der Verbreitung durch den Wind in der Weise angepaßt haben, daß entweder die leichten, kugeligen Früchte oder die ebenso gebauten Fruchtstände oder endlich die ganzen, sich zusammenrollenden Pflanzen ein Spiel der Winde werden, gibt es eine ganze Anzahl. Am bekanntesten sind *Anastatica hierochuntica*, die Rose von Jericho, und *Parmelia esculenta*, die Mannaflechte, welche letztere ihre Heimat in den Wüsten von Zentralasien bis Algier hat. Da die meisten dieser Gewächse die Eigentümlichkeit besitzen, ihre Stengel, Fruchtklappen usw. erst bei Feuchtigkeit zu öffnen bezw. zu strecken, so werden die Samen erst beim Beginn der Regenzeit ausgestreut, wo sie sogleich günstige Bedingungen für eine schnelle Entwicklung vorfinden. Eine größere Anzahl solcher Gewächse führt Huth an. Fruchtstände, die sich der Verbreitung durch den Wind angepaßt haben, sind nach ihm die von *Trifolium nidificum*, *Trifolium globosum*, *Paronychia capella*, welche letztere im pontischen Gebiet weit verbreitet ist. Ganze Pflanzen, die ein Spielball der Winde werden, sind *Plantago cretica*, *Gundelia Tournefortii* (persische Steppen), *Alhagi camelorum*

und *Centaurea diffusa* (südrussische Steppen). In Nordamerika kommt *Amarantus albus* als Wirbelkraut in den Prärieen vor. In der indo-malayischen Strandflora ist das interessanteste Wirbelkraut *Spinifex squarrosus*. Der kugelige Fruchtstand dieser Pflanze ist mit langen Stacheln versehen. Faßt nun der Wind in dieses Stachelgewirr hinein, so rollt er den Fruchtstand über den Sand dahin, wobei die Samen ausgestreut werden und eine weite Verbreitung finden. Haben sich schließlich die Stacheln abgenutzt, so bleibt die von Samen entleerte Hülle liegen.

Wenn in Norwegen ein Nadelwald zerstört wird, so wandern zuerst Birken und Pappeln ein, weil sie leichte Früchte und Samen haben, die vom Winde durch die Luft herbeigeführt werden. Bei einer solchen Verbreitung von Samen und Sporen müssen dieselben naturgemäß an sich so leicht sein, daß der Wind sie davontragen kann, oder sie müssen mit Einrichtungen versehen sein, die bei einer Vergrößerung der Oberfläche doch keine Vermehrung des Gesamtgewichtes mit sich bringen. Was den ersten Fall anlangt, so findet er sich vornehmlich bei Cryptogamen. Jedoch auch bei Phanerogamen ist die Kleinheit der Samen oft einer Fortführung durch den Wind günstig. Besonders die Orchideen der Alpen fallen in dieser Beziehung in die Augen. Ihre in ungeheuerer Zahl erzeugten Samen haben ein Gewicht von 0,002—0,008 mg. Mit solchen „Windsamen“ ausgerüstet sind ferner *Saxifraga aspera* (0,01 mg), *Sedum maximum* (0,04 mg), *Gentiana nivalis* (0,015 mg), *Parnassia palustris* (0,03 mg) u. a.

Kommen wir nun zu denjenigen Samen, die mit Oberflächenvergrößerungen versehen sind, um dem Winde eine breitere Angriffsfläche zu bieten, so tritt uns hier als weitaus wirkungsvollste Einrichtung die Federkrone der Kompositen entgegen. Von den schweizerischen Kompositen besitzen 79 %, von denen der alpinen Region sogar 85 % dieses Verbreitungsmittel. Ähnlich wirken natürlich Haare, wie sie z. B. an den Samen von *Epilobium* und an den Früchten von *Eriophorum* sich finden. Weniger wirksam dagegen sind die als Teufelsbart bekannten Fruchtstände von *Dryas* und *Sieversia*, da hier das Gewicht der einzelnen Früchtchen schon bedeutend größer ist als in den bisher besprochenen Fällen.

Der Wert dieser Einrichtungen zur Samenverbreitung ist ohne weiteres klar: Der Wind verbreitet solche Pflanzen über weite Areale, und wenn diese dann günstige Boden- und Klimaverhältnisse antreffen, so dringen sie weiter und weiter vor, diejenigen Konkurrenten überflügelnd, welche eine solche Verbreitung nicht zulassen.

Während nun Kerner der Ansicht ist, daß die von der Luft beförderten Samen „ein nahes Ziel im hohen Bogen erreichen und von der Übertragung luftfahrender Samen über weite Länder und Meere nicht die Rede sein kann“ [1]), behauptet Schröter, daß letzteres sehr wohl möglich sei, und belegt seine Meinung, mit empirischen Beobachtungen.[2])

---

[1]) Kerner, p. 165.

[2]) Schröter, p. 739.

Als bestes Beispiel für die Verbreitung der Samen durch den Wind über weite Strecken ist jedoch die ozeanische Inselflora heranzuziehen. Auf allen diesen Inseln fällt der hohe Prozentsatz an Farnen auf, was sich daraus erklärt, daß die Sporen derselben am leichtesten vom Winde über große Entfernungen entführt werden, wie man denn auch im Staube der Luft stets Sporen aller möglichen Kryptogamen findet.

Noch heute zeigt es sich, daß die Gewächse mit den leichtesten Sporen bezw. Samen Neuland, sei es kontinentaler, sei es insularer Natur, am frühesten in Besitz nehmen. So läßt sich in Gebirgen beobachten, daß Geröllhalden zuerst von Algen, Moosen und Farnen, sodann von Samen mit Haarausrüstungen usw. besiedelt werden.

Wir hätten nun noch den mittelbaren Einfluß des Windes auf die Verbreitung von Pflanzen kurz zu besprechen.

Oft kommt es vor, daß Vögel, an deren Gefieder Samen haften, vom Sturme über die Meere verschlagen werden, bis ihnen ein Eiland im Ozean einen Augenblick der Ruhe ermöglicht. Hierbei werden dann vielleicht die Samen oder Früchte, die sie mitbrachten, abgestreift. Aber auch dadurch, daß z. B. Leichen von Vögeln, in deren Kröpfen sich keimfähige Samen befinden, von Stürmen an insulare Küsten geworfen werden, kann eine Verbreitung der Pflanzen herbeigeführt werden. Ebenso können sich Samen und Früchte mit Baumstämmen, die vom Winde über das Meer getrieben werden, an fernen Küsten einfinden. Darwin z. B. stellte an einem angeschwemmten Eichenstamm drei zwischen den Wurzeln eingeklemmte Dikotylensamen fest, welche nach der Aussaat keimten. Dies beweist, daß eine Pflanzenverbreitung auch auf diesem Wege durchaus wahrscheinlich ist.

Fassen wir kurz die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zusammen.

## Zusammenfassung.

I. Wirkungen des Windes in Bezug auf die Vegetation der Meere und großen Binnengewässer.
   1. Die äußeren Formen der Pflanzen werden durch den Wellenschlag typisch ausgestaltet.
   2. Der Boden des Meeres wird stellenweise durch den Einfluß des Windes seiner Vegetation beraubt.
   3. Die Zusammensetzung der Formationen richtet sich nach der größeren oder geringeren Zufuhr von Sauerstoff und Nährstoffen, welche vom Winde abhängt.
   4. Der Wind verbreitet viele Wasserpflanzen und übernimmt deren Befruchtung.

II. Wirkungen des Windes in Bezug auf die Vegetation des Festlandes.
   1. Der Wind wirkt baum- bezw. pflanzenwuchshindernd an offenen Stellen.

2. Er wirkt vernichtend in Baumbeständen durch Windwurf und Windbruch.
3. Die Pflanzen werden durch die schädlichen Wirkungen des Windes, welche namentlich in einer Erhöhung der Transpiration bestehen, veranlaßt, sich diesen möglichst anzupassen durch Verkleinerung der transpirierenden Oberfläche, Haarbedeckungen, Wachsüberzüge, Einsenkung der Spaltöffnungen, Zwergwuchs, Rosetten-, Polster- und Rasenbildung.
4. Der Wind bewirkt Veränderungen in der Oberflächengestaltung des Erdbodens und damit auch in der Pflanzenwelt desselben. Diese Veränderungen sind einerseits fördernd, andererseits vernichtend.
5. Die Winde haben eine hohe Bedeutung für die Vegetation als Regenbringer. Da Küstengebirge den Seewinden ihre Feuchtigkeit entziehen, ist ihre Vegetation meist üppig, während die dahinter liegenden Teile der Kontinente meist ein trockenes Klima und dürftige bezw. an große Trockenheit angepaßte Vegetation aufweisen.
6. Die Winde sorgen für die Verbreitung zahlreicher Gewächse über Länder und Meere. Sie bewirken ein Überwiegen der Anemophilie in windigen Gegenden und verbreiten Samen, Sporen und Früchte direkt, indem sie sie auf dem Erdboden oder durch die Luft davonführen, oder indirekt, indem sie sich der Vögel oder Meereswellen als Mittel bedienen.

---

# Über Nachweis und Vorkommen von Nitraten und Nitriten in Pflanzen.

Von

Richard Klein, Wien.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.
No. 51 der 2. Folge.

---

Mit Tafel I und II.

## A. Über den mikrochemischen Nachweis und das Vorkommen von Nitraten in den Pflanzen.

Die wichtige Rolle, welche die Nitrate im Stoffwechsel der Pflanze spielen, hat schon frühzeitig zu Versuchen, sie makro- und mikrochemisch nachzuweisen, geführt. Die folgenden Untersuchungen hatten den Zweck, die Brauchbarkeit der bisher in der Pflanzenchemie verwendeten Reaktionen zu überprüfen und zu zeigen, ob einige neuere in der Chemie und in der Mineralogie angewendete Methoden für mikrochemische Untersuchungen von Pflanzen geeignet seien.

### I. Über den mikrochemischen Nachweis von Nitraten.

#### 1. Der Nachweis durch Auskristallisation.

Der erste Versuch, Salpetersäure in Pflanzen mikrochemisch nachzuweisen, rührt von Borodin her. Man befeuchtet die Schnitte mit Alkohol und läßt sie unter dem Deckglas eintrocknen, wobei die Nitrate auskristallisieren. Die Methode hat neben der geringen Empfindlichkeit den Nachteil, daß gleichzeitig Asparagin- und andere Kristalle ausfallen, von welchen jedoch die Nitratkristalle durch Winkelmessungen und durch die Blaufärbung mit Diphenylamin-Schwefelsäure unterschieden werden können. Auch lösen sie sich in gesättigter Asparaginlösung leicht, während die Asparaginkristalle darin unlöslich sind (Borodin'sche Probe. Siehe Zimmermann, 40, p. 50 u. 80).

## 2. Farbenreaktionen.

1883 hat Molisch (28) das als überaus empfindliches Reagens auf Nitrate bekannte Diphenylamin in schwefelsaurer Lösung für botanische Untersuchungen angewendet. Die Schnitte werden mit einem Tropfen einer Lösung von $^1/_{100}$ bis $^1/_{10}$ gr Diphenylamin in 10 cc salpetersäurefreier konz. $H_2SO_4$ überdeckt. Diese Reaktion hat in der botanischen Mikrochemie und Physiologie ausgezeichnete Dienste geleistet und die meisten Resultate, die man heute über die Verteilung der Nitrate und über Stickstoffassimilation kennt, sind auf Grund dieser Reaktion gewonnen worden. Die bei dieser Reaktion beobachtete Blaufärbung bleibt aber in verholzten Zweigen selbst bei Gegenwart von Nitraten aus, was auf die reduzierende Wirkung der durch die Schwefelsäure gebildeten Huminsubstanzen zurückzuführen ist, worauf schon Molisch aufmerksam machte.[1]) Auch die Anwesenheit von Chlorophyll wirkt störend, und größere Mengen können sogar den Eintritt der Reaktion verhindern. Doch bietet diese Probe nicht zu unterschätzende Vorteile, vor allem die schon erwähnte ganz außerordentliche Empfindlichkeit und die Möglichkeit, salpetersaure Salze schnell und sicher zu erkennen. Nitrite, welche diese und alle Nitrat-Reaktionen gleichfalls geben, sind, wie wir später noch sehen werden, in den Pflanzen bisher höchst selten mit Sicherheit nachgewiesen, und andere oxydierende Substanzen, wie z. B. $H_2O_2$, $MnO_2$, $Fe_2O_3$, die auch Blaufärbung der Diphenylaminlösung hervorrufen, kommen für uns nicht in Betracht, wohl aber bei Bodenuntersuchungen. Wie die Arbeiten von Frank (19, 20) zeigen, kann die Außerachtlassung des letztgenannten Umstandes zu groben Irrtümern führen. Dieser Autor ist nämlich der Ansicht, daß die Bläuung nur durch Nitrate bewirkt werden könne, und macht daher die eigentümliche Beobachtung, daß ein von ihm verwendeter Quarzsand das Vermögen besitzt, Nitrate in unglaublichem Maße festzuhalten, so daß sie weder durch Auswaschen noch durch Glühen des Sandes entfernt werden können (20, p. 110). Auf die Haltlosigkeit dieser Entdeckung Frank's, der übrigens das Ausbleiben der Reaktion stets auf die Abwesenheit von Nitraten zurückführt, hat bereits Schimper (32, p. 218) aufmerksam gemacht. Ich möchte an dieser Stelle gleich folgendes betonen: Wenn es uns nicht gelingt, in irgendeinem Pflanzenteil salpetersaure Salze nachzuweisen, sei es durch eine Farben- oder eine Niederschlagsreaktion, so dürfen wir nicht auf ihre Abwesenheit schließen. Wir werden Fälle kennen lernen, in welchen man die Nitrate in einem Organ finden kann, in einem tiefer gelegenen derselben Pflanze aber nicht. Da die Nitrate von der Pflanze aber zweifellos aus dem Boden aufgenommen werden, müssen sie auch die scheinbar nitratfreie Stelle durchwandern, wir sind daher zu der Annahme gezwungen, daß die Empfindlichkeit

[1]) Bekanntlich gibt Holz, das mit Salpeterlösung durchtränkt ist, die Reaktion nicht. Dieser Versuch, der von Molisch (29, p. 3) herrührt, wird von Czapek (15, p. 217 u. 219) und von Zimmermann (40, p. 50) irrtümlicherweise Schimper zugeschrieben.

unserer Reaktionen nicht so weit reicht, uns die Spuren, die sich auf der Wanderung befinden, anzuzeigen.[1])

Eine Verbesserung der Diphenylamin-Probe hat Ellram (15) angestrebt. In den verholzten Zellen wird die Blaufärbung durch die Stoffe, die die Ligninreaktion geben, verhindert. Behandelt man nun Schnitte durch verholzte Gewebe mit einer alkoholischen Diphenylaminlösung, die bis zum sichtbaren Ausfall von Kristallen mit verdünnter Salzsäure versetzt ist (16), so färben sich die betreffenden Partien goldgelb und auf Zusatz von Diphenylamin-Schwefelsäure tritt bei Gegenwart von Nitraten deutliche Reaktion ein. Von der Brauchbarkeit der Reaktion kann man sich, wie ich zu bestätigen vermag, an imprägniertem Holz sehr leicht überzeugen.

Ich möchte noch eine von Schmidt u. Lumpp 1910 angegebene Farbenreaktion erwähnen (33). Die blaue Lösung von Di-(9.10-monoxyphenanthryl-)amin in konz. $H_2SO_4$ zeigt Nitrate durch Farbenumschlag in blaustichigrot bis weinrot an. Meine Versuche, die Reaktion für mikrochemische Zwecke anzuwenden, haben mir gezeigt, daß die Farbenveränderung unter dem Mikroskop nicht wahrnehmbar ist, die Reaktion ist also für unsere Zwecke nicht brauchbar.

### 3. Niederschlagsreaktionen.

Die älteste, von Arnaud u. Padé (2, 3) angegeben, beruht auf der Bildung des schwerlöslichen Cinchonaminnitrates: $C_{19}H_{24}N_2O.NO_3H$. Zur Anwendung gelangt eine 0,4 prozentige Lösung von Cinchonaminchlorhydrat in 0,4 prozentiger Salzsäure. Das Nitrat, das nach Behrens (10, p. 141) fast so wenig löslich sein soll wie Gyps, kristallisiert in sechs- und vierseitigen Blättchen, von denen besonders die letzteren als charakteristisch bezeichnet werden (Taf. I, Fig. 1). Schon Ellram (15) hat auf die Unzulänglichkeit dieser Reaktion hingewiesen und ich kann seine Beobachtungen nur bestätigen. Die Kristalle entstehen nur bei der Untersuchung überaus nitratreicher Pflanzen, z. B. *Tradescantia*, liegen über dem Schnitt, sind sehr groß und erstrecken sich meist über mehrere Zellen. Die Reaktion tritt also nicht lokalisiert auf.

Eine andere von Mineralogen benutzte Reaktion ist für botanische Arbeiten ebenso wenig verwendbar. Nach Brauns (11) versetzt man die zu untersuchende Probe mit einem Tropfen Baryumchlorid und erwärmt auf dem Wasserbade. Beim Abkühlen fallen Oktaëder von Baryumnitrat aus. Ich habe, da diese Methode für die Prüfung von Schnitten ungeeignet ist, versucht, Baryumnitrat mit Alkohol zu fällen, was aber mit Salpeterlösungen, deren Konzentration den im Zellsafte vorhandenen entspricht, nicht mehr gelingt. Selbst typische Nitratpflanzen geben bei dieser Behandlung keine Reaktion. Für die von Schroeder van der Kolk (34) angegebene Modifikation gilt das gleiche. Man bringt die Probe in eine feuchte

[1]) Anstatt Diphenylamin kann man auch Brucin verwenden, doch ist ersteres vorzuziehen (28).

Kammer oder auf einen hohl geschliffenen Objektträger, versetzt mit konz. $H_2SO_4$ und bedeckt mit einem Deckglas, das einen Hängetropfen von $Ba(OH)_2$ trägt. Die freiwerdende Salpetersäure steigt in die $Ba(OH)_2$-Lösung und bei genügender Konzentration (die Reaktion wird im Mikroexsikkator durchgeführt) fallen die Oktaëder aus.

Zum Nachweis von Nitraten kann man auch Berberinazetat anwenden (Behrens, 9, p. 63 und 10, p. 141). Die Probe ist sehr empfindlich (0,005 mg $HNO_3$), doch fällt gleichzeitig das ebenfalls schwerlösliche Chlorid aus, dessen Kristalle von denen des Nitrates nicht leicht zu unterscheiden sind, weshalb ich auch diese Reaktion nicht weiter berücksichtigen will.

Bevor ich auf die Besprechung der Reaktion, die uns am meisten beschäftigen soll, eingehe, möchte ich die Methode erwähnen, die C. Acqua (1) anwendete, um den Ort der Salpetersäureassimilation in Pflanzen festzustellen. Er zog sie in Manganonitratlösungen und konstatierte in bestimmten Teilen eine Ausfällung von Manganohydroxyd. Wo diese stattfindet, erfolgt nach seiner Annahme der Nitratverbrauch. Die Unrichtigkeit dieser Behauptung ist bereits von Houtermans (24) festgestellt worden. Die Mn-Ausscheidung erfolgt auch, wenn das Mn in Form eines anderen Salzes der Pflanze geboten wird. „Die Schwärzung ist zwar auf Mn-Aufnahme zurückzuführen, aber unabhängig von der N-Assimilation (24, p. 28)“. Der Umstand, daß es meist in der Wand und in den Interzellularen, seltener im Zellsaft zu finden ist, läßt wohl keinen Schluß über eine wählerische Aufnahme der Nitrationen seitens der lebenden Zelle zu.

Am wichtigsten unter den Fällungsreaktionen ist die mittels „Nitron“.[1]) Dieses Reagens, Diphenylanilodihydrotriazol, $C_{20}H_{16}N_4$, bildet ein sehr schwer lösliches Nitrat, das in schönen Kristallen ausfällt. Es wurde von Busch (12; vgl. auch Gutbier, 23) in die quantitative Chemie, von Visser (38; siehe Emich, 17) in die Mikrochemie eingeführt. Von den anderen schwer löslichen Nitronverbindungen, deren Fällbarkeitsgrenzen aber bedeutend höher liegen als die des Nitrates (1:80000, nach Fluri [18] 1:133000), kommen für uns nur das Nitrit und das Oxalat in Betracht. Ersteres ist vom salpetersauren Salz nicht mit Sicherheit zu unterscheiden; für die Unterscheidung vom Oxalat mögen folgende Merkmale dienen:

Nitrat: Nadeln mit stumpfen Enden und Büschel; nach dem Umkristallisieren lange stumpfe Nadeln (Tafel I, Fig. 5). Im polarisierten Licht lebhafte Interferenzfarben, bes. nach dem Umkristallisieren.

Oxalat: Es entsteht zuerst eine Gallerte, welche sich allmählich in lange spitze Kristalle und Büschel umwandelt. Nur sehr dicke Kristalle zeigen manchmal stumpfe Enden (Tafel I, Fig. 6). Nach dem Umkristallisieren große gefiederte Büschel (Tafel I,

[1]) Von Merck zu beziehen. Man verwendet eine zehnprozentige Lsg. in fünfprozentiger Essigsäure.

Fig. 7). Doppelbrechung, keine Interferenzfarben. Ebenso wie das Nitrat gerade Auslöschung. Bei Gegenwart von wenig Oxalsäure entsteht nur ein Niederschlag von gallertartigem Aussehen, dessen kugelige Flocken im polarisierten Licht schwarze Kreuze zeigen.

Die Reaktion verläuft bei niedrigen Temperaturen vollständiger. Die Fällung tritt in Schnitten lokalisiert ein, doch muß das Deckglas schnell aufgelegt werden, da sonst die Kristalle aus den angeschnittenem Zellen herausschwimmen. Dauerpräparate sind im Reagens sehr gut haltbar.[1])

Ich habe die Reaktion mit Nitron zum Nachweis von Nitraten bei den verschiedensten Pflanzen angewendet und mich von ihrer Brauchbarkeit überzeugt. Die Niederschlagsbildung wird, soweit ich feststellen konnte, durch nichts beeinträchtigt, man kann diese Reaktion also stets anwenden. Sie leistet besonders dort, wo die Diphenylaminreaktion versagt, sehr gute Dienste. Im allgemeinen habe ich die von Busch angegebene optimale Lösung von 10 Prozent Nitron in 5 prozentiger Essigsäure angewendet. In Schnitten[2]) von sehr nitratreichen Pflanzen, wie z. B. *Tradescantia* u. a., ist der Niederschlag aber so dicht, daß er alles überdeckt. Es erweist sich dann eine 5 prozentige Nitronlösung als zweckmäßiger, da diese nicht quantitativ fällt.

[1]) Die Essigsäure, welche zum Auflösen des Nitron angewendet wird, fixiert die Schnitte, wodurch die Membranen permeabel werden. Allem Anschein nach tritt das Nitrat schneller aus dem Schnitt heraus, als das Nitron einzudringen vermag, so daß sich selbst bei schnellem Arbeiten oft zahlreiche Kristalle an der Epidermis festsetzen. Fluri (18, p. 115 f.) hat diese Reaktion speziell zur Untersuchung von *Spirogyra*, deren Plasmapermeabilität er prüfte, angewendet. „Permeable Spirogyrafäden wurden in 2,5 prozentige Kalisalpeterlösung übertragen, dann dreimal in destilliertem Wasser ausgewaschen; hierauf folgte auf dem Objektglas unter dem Mikroskop Zusatz von Nitronlösung. An der Oberfläche traten weiße Nadeln auf; im Zellinnern, sowohl im Protoplast wie auch im Zellsaft, blieb jedoch der Niederschlag aus. Wird der Algenfaden direkt aus dem Salpeterbad mit Nitron behandelt, so entsteht in der Flüssigkeit außerhalb der Zellen ein derart dichter Niederschlag, daß die Fäden unsichtbar werden." Entfernt man diesen, so sieht man, daß das Innere der Zellen keine Kristalle enthält. Nach Fluri kämen hierfür zwei Möglichkeiten in Betracht. Das Nitrat wird so fest an das Plasma gebunden, daß es nicht mehr nachweisbar ist, oder es ist in zu geringen Mengen vorhanden. Bei Zusatz des Reagens wandert überdies noch ein Teil hinaus, so daß der in der Zelle verbleibende Rest unterhalb der Empfindlichkeitsgrenze liegt. Selbstverständlich kann man nur die zweite Annahme berücksichtigen, doch erhält man, wie ich mich durch sorgfältige Versuche überzeugt habe, überhaupt keine Reaktion, wenn man die Fäden gründlich wäscht. Läßt man die Algen einige Minuten in destilliertem Wasser, das man mehrmals wechselt, dann tritt keine Reaktion ein. Um die erste Annahme als unrichtig hinzustellen, hat Fluri die Fäden vor der Behandlung mit Nitron mit Alkohol fixiert, wobei er augenscheinlich vergaß, daß Nitrate ziemlich alkohollöslich sind. Die einzig richtige Annahme wird sein, daß in die Fäden überhaupt kein Nitrat eindringt. Was die Bemerkung Fluri's zur Diphenylaminreaktion mit ebenso behandelten Fäden anbelangt (p. 116), so ist ihr entgegenzuhalten, daß es sich hier um eine Kontaktreaktion handelt, die Blaufärbung demnach selbst bei Gegenwart von Nitraten nicht im Zellinnern, sondern außerhalb auftreten muß.

[2]) Zur Bestimmung der Lokalisation eignen sich Längsschnitte meist besser als Querschnitte.

Daß man Nitrate von Oxalaten sehr leicht unterscheiden kann, läßt sich bei *Begonia* feststellen. Legt man Schnitte vom Blattstiel in Nitron, so kann man neben den sofort ausfallenden Nitratkristallen gallertige Kugeln beobachten (Tafel I, Fig. 2), aus welchen in kurzer Zeit feine Nadeln hervorschießen (Tafel I, Fig. 2 und 3). Bald verschwinden die Kugeln vollständig und es bleiben die Oxalatkristalle neben den Nitratkristallen übrig. Da aber jene verhältnismäßig leicht löslich sind, findet man in Dauerpräparaten schon nach ein bis zwei Wochen, oft sogar schon nach einigen Tagen, nur mehr die Nitratkristalle vor (Taf. I, Fig. 4).

## II. Über das Vorkommen von Nitraten in Pflanzen.

### 1. Vorkommen in unterirdischen Organen.

Es ist schon lange (19, 20, 29, 32) bekannt, daß Nitrate nur dann in der Pflanze nachweisbar sind, wenn sie ihr von außen zugeführt werden. Kny (25) hat die Frage, an welcher Stelle der Wurzel ihre Aufnahme erfolgt, genauer studiert. Nach Angaben von Frank (19, p. 477) und von van Tieghem (zitiert nach Kny) soll ihre Absorption nur in der Region der Wurzelhaare stattfinden. Haberlandt schloß sich in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie (1909, p. 200 ff.) dieser Anschauung an, ohne die Arbeit von Kny hinreichend zu berücksichtigen. Kny beobachtete nämlich, daß auch die Region, welche über die Wurzelhaare scheitelwärts hinausragt, Nitrate aufzunehmen vermag, die Spitze aber nicht mehr. Zieht man Keimpflanzen von *Zea Mays* und *Pisum sativum* in destilliertem Wasser und überträgt man sie dann in Knop'sche Nährlösung, so kann man an Längsschnitten durch die Wurzel die erste Reaktion mit Diphenylamin in der Partie zwischen Spitze und Haaren wahrnehmen.

Versuche ähnlicher Art, aber in viel geringerem Umfange, habe ich mit *Cucurbita Pepo* angestellt. Die Wurzelspitze selbst erweist sich als nitratfrei, der auf sie folgende haarlose Teil und die Region der Wurzelhaare geben starke Reaktion[1]). Legt man Längsschnitte oder sehr dünne Wurzeln in Nitron, so erhält man einen schön lokalisierten Niederschlag.

Die von der Wurzel aufgenommenen Nitrate wandern nun in die Blätter, wo sie assimiliert werden. Nach Schimper (32) ist ihre Verarbeitung als ein photochemischer Prozeß anzusehen, was aber vielfach bestritten wird. Suzuki, Zaleski, Godlewski u. a. (zitiert nach Czapek, 14, p. 205 ff.) haben gezeigt, daß Keimlinge und Blätter in zucker- und salpeterhaltiger Lösung auch im Dunkeln Eiweiß bilden können. Das Licht ist also nur von indirektem Einfluß auf die Nitratassimilation.[2]) Diese ist aber nicht nur auf die Blätter beschränkt.

---

[1]) Wo nicht anders bemerkt, wurde die Untersuchung mit Diphenylamin und mit Nitron ausgeführt.

[2]) Neuerdings wird sie von Baudisch (7, 8) auf Grund rein chemischer Untersuchungen als lichtchemischer Vorgang betrachtet, doch darf man Beobachtungen, die an Reaktionen in der Eprouvette angestellt werden, nicht ohne weiteres zur Erklärung von Prozessen in der Pflanze heranziehen.

Bis zu einem gewissen Grade sind alle Organe befähigt, Nitrate zu verarbeiten. Ishizuka (nach Czapek, 14, p. 218) hat dies z. B. für Wurzeln nachgewiesen. Die Behauptung von Frank (19, p. 483 u. 486), daß salpetersaure Salze in Pflanzen, welche sie nicht speichern, wie die Lupine und die meisten Holzgewächse, nur in der Wurzel assimiliert werden, entspricht wohl nicht den Tatsachen. Wir können uns sehr gut vorstellen, daß die Menge des wandernden Nitrates so gering ist und seine Verarbeitung so schnell erfolgt, daß wir es eben nicht nachweisen können. Übrigens geben 2 Monate alte Lupinen, die in Gartenerde gezogen wurden, auch im Hypokotyl sehr starke Reaktion. Der Niederschlag von Nitronnitrat ist in den peripheren Teilen am dichtesten (Taf. II, Fig. 10). Die Gefäßbündel sind salpeterfrei, das Mark arm. Beim Übergang in die Kotyledonen hört die Reaktion auf, unterhalb der welkenden Keimblätter zeigt sich mitunter eine Stauung des Nitrates. Die Blattstiele sind nitratführend.[1])

Hingegen fand ich bei *Iris germanica* die Nitratreaktion im Sommer ausschließlich auf die Wurzel beschränkt. Beim Übergang in den Wurzelstock hört die Reaktion plötzlich auf (Taf. II, Fig. 11). Der Wurzelstock und die oberirdischen Teile sind salpeterfrei. Ähnlich verhält sich *Yucca filamentosa*. Nitrate sind nur in der Wurzel und zwar meist bis einige Millimeter unter der Knolle nachweisbar. Bei *Lilium pomponium* geben die Wurzeln starke Reaktion, die Zwiebelschuppen aber nicht. Kartoffelknollen fand ich fast stets nitratfrei, im Gegensatz zu Schimper (32, p. 223), der im äußeren Parenchym Salpeter reichlich fand, ebenso Knollen von *Montbretia* und Zwiebeln von *Amaryllis americana*. Die Knollen von *Canna indica*, *Dahlia* und *Begonia boliviensis* gaben stets deutliche bis starke Reaktion (vergl. Schimper). In den Zwiebelschuppen von *Hyacinthus*, die nach Schimper nitratfrei sein sollen, ist die Reaktion auf die zentrale, aus großen stärkefreien Zellen gebildete Schichte beschränkt. Bei *Gladiolus* geben die stärkeführenden Knollen keine Reaktion, die stärkefreien aber sehr deutlich. Die ersteren scheinen die älteren zu sein, sie liegen über den stärkefreien und aus ihnen gehen Stengel und Wurzeln hervor.

Ich möchte an dieser Stelle die Verteilung der Salpetersäure in den Luftwurzeln von *Hartwegia comosa* besprechen. Mit Ausnahme der Gefäßbündel erweist sich nur eine ganz schmale kambiale Zone als nitratfrei, während das übrige, meist stark chlorophyllhaltige Gewebe einen dichten Niederschlag gibt. Die Reaktion ist bis in die äußerste Spitze zu verfolgen.

### 2. Vorkommen im Stengel.

Die Verteilung im Stengel ist eine ziemlich gleichmäßige. In krautigen Pflanzen kann man im allgemeinen eine Abnahme nach oben feststellen (Molisch, 28), was sich an Querschnitten durch verschieden alte Internodien mit Diphenylamin und mit Nitron sehr schön zeigen läßt. Etwaige Schwankungen sind wohl auf Verschiedenheiten im Verbrauch während der Blüten- und Fruchtbildung

[1]) Der Gehalt an Mineralsalzen ist vom Reichtum des Bodens an dem betreffenden Salz und von der Vegetationsperiode abhängig, so daß sich über das Vorkommen von Nitraten nichts allgemein Giltiges aussagen läßt. Nur Untersuchungen, die unter annähernd gleichen Verhältnissen durchgeführt werden, lassen sich miteinander vergleichen. Hier handelt es sich aber bloß darum, die von Frank stammende Behauptung, daß ältere Lupinen nur in den Wurzeln Nitrate nachweisen ließen, zu widerlegen.

zurückzuführen. Die Hauptmenge des Nitrates wird in den parenchymatischen Zellen gespeichert, und zwar kann man meist eine Zunahme von der Peripherie gegen die zentralen Teile beobachten (Taf. II, Fig. 9). Die Gefäßbündel sind nitratfrei, doch gibt der Hadromteil von Pflanzen, die in salpeterreichem Boden gewachsen sind, mit Nitron deutliche Reaktion, der Siebteil nicht. Die kollenchymatischen Zellen sind meist nitratfrei (Taf. II, Fig. 9 u. 12). Folgende Beispiele sollen als Beleg dafür dienen:[1])

| Datum | Name | Stengelpartie | $NO_3$-Gehalt | Anmerkung |
|---|---|---|---|---|
| 23. XI. | *Tradescantia guianensis* | Epidermis | viel | |
| | | Kollenchym | o | |
| | | Parenchym | überaus stark | oftm. ganze Zellreih. bes. $NO_3$-reich |
| | | Gefäßteil | wenig | haupts. i. d. Tracheen |
| | | Siebteil | o | (Taf. II, Fig. 12) |
| 21. III. | *Hartwegia comosa* | Gefäßbündel | o | |
| | | alle übrig. Teile | mäßig | Krist. gleichm. um d. Chlorophyllkörner |
| 26. IV. | *Begonia manicata*, Blattstiel | Gefäßbündel | o | |
| | | Parenchym | wenig | viel Oxals.! (Taf. I, Fig. 2—4) |
| | *Begonia Rex* | | wie *B. manicata* | |
| 3. VI. | *Dianthus*, Blütenstiel | Mark | sehr reich | |
| | | Rindenparench. | „ „ | |
| 4. VI. | *Tolmiaea Menziesii*, Blütenstiel | Epidermis | „ „ | Haare $NO_3$-reich |
| | | Kollenchym | „ „ | |
| | | Rindenparench. | „ „ | |
| | | Bastring | o | |
| | | Gefäßteil | etwas | |
| | | Siebteil | o | |
| | | Mark | überaus reich | |
| | *Polygonum bistorta* | Rindenparench. | sehr reich | Oxalsäure, haupts. in den Knoten! |
| | | Mark | „ „ | |
| | | Scheide | Spuren | |
| 5. VI. | *Hoya carnosa* | Gefäßbündel | sehr arm | |
| | | alle übrig. Teile | sehr reich | |
| 7. VI. | *Echium vulgare* | Kollenchym | sehr wenig | |
| | | Rindenparench. | „ „ | |
| | | Gefäßteil | Spuren | |
| | | Siebteil | o | |
| | | Mark | sehr reich | |
| 8. VI. | *Ballota nigra*, Stengel | Epid., Kollench. u. Mark | überaus reich | |
| | | Gefäßbündel | etwas | im Holzparenchym u. i. d. Gefäßen |
| | Blattstiel | E., K. u. M. | überaus reich | |
| | | Gefäßbündel | etwas | mehr a. i. Stengel |
| | | periph. Parench. | wenig | mehr a. i. Gefäßbdl. |
| 12. VI. | *Heracleum* | Kollenchym | sehr wenig | |
| | | Rindenparench. | „ „ | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| | | Mark | wenig | |
| | *Chaerophyllum temulum* | Epidermis | „ | Haare s. $NO_3$-reich |
| | | Kollenchym | „ | |
| | | Rindenparench. | „ | |
| | | Gefäßteil | sehr wenig | |
| | | Siebteil | o | |
| | | Mark | sehr reich | |

[1]) Als Reagens wurde Nitron angewendet.

| Datum | Name | Stengelpartie | $NO_3$-Gehalt | Anmerkung |
|---|---|---|---|---|
| 12. VI. | *Bryonia dioica* Blattstiel | Epid. u. Kollench. | sehr wenig | (Taf. II, Fig. 9) |
| | | primäre Rinde | wenig | |
| | | Siebteil | o | |
| | | Gefäßteil | Spuren | |
| | | Mark | sehr reich | |
| 13. VI. | „ Stengel | | wie i. Blattstiel | |
| | *Impatiens noli tangere* | Kollenchym | arm | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| | | Parenchym | überaus reich | |
| | *Boehmeria utilis* | Kollenchym | reich | |
| | | Rindenparench. | sehr reich | |
| | | Mark | „ „ | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| 5. VII. | *Splitgerbera biloba* | | so dicht. Niederschl., d. d Verteil. n. festzustell. ist. | Haare s. $NO_3$-reich |
| 22. VII. | *Capsella bursa pastoris* | Siebteil | o | |
| | | alle übrig. Teile | sehr reich | |
| 23. VII. | *Euphorbia cyparissias* | primäre Rinde | wenig | |
| | | Mark | ziemlich reich | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| 24. VII. | *Chelidonium majus* | primäre Rinde | arm | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| | | alle übrig. Teile | sehr reich | |
| 30. VII. | *Campanula* | Gefäßbündel | o | |
| | | alle übrig. Teile | reichlich | |
| 23. VIII. | *Anthirrhinum majus* | Parenchym | sehr reich | |
| | | Gefäßbündel | o | |

Die folgende Tabelle zeigt, daß die Nitrate von manchen krautigen Pflanzen in den peripheren Teilen reichlicher gespeichert werden können als im Mark (Taf. II, Fig. 10):

| Datum | Name | Stengelpartie | $NO_3$-Gehalt | Anmerkung |
|---|---|---|---|---|
| 23. XI. | *Phaseolus multiflorus* | Epidermis | o | |
| | | Gefäßbündel | o | |
| | | Parenchym | überaus reich | gegen d. Peripherie viel reicher |
| 26. I. | *Cucurbita Pepo*, Hypokotyl | Gefäßbündel | o | |
| | | Mark | sehr reich | |
| | | Rindenparench. | bedeut. reicher | |
| 14. XII. | *Lupinus albus* | Gefäßbündel | o | |
| | | Rindenparench. | sehr reich | |
| | | Mark | o od. sehr wenig | imm. bedeut. wen. a. i. Rindenparench. (Taf. II, Fig. 10) |

Die meisten der hier angeführten Pflanzen sind typische Nitratpflanzen. Sehr arm an salpetersauren Salzen erweisen sich hingegen *Iris germanica*, *Aspidistra*, *Funckia*, *Amaryllis americana*, *Viola altaica*, *Pelargonium zonale*, *Narcissus poëticus*, *Centaurea cyanus*, *Sedum acre*, *Galium molugo*, *Scrophularia nodosa*, *Linaria vulgaris*, *Fagopyrum sagittatum*, *Digitalis purpurea* u. v. a. In vielen von ihnen läßt sich Nitrat überhaupt nicht nachweisen.

Auch in den meisten Bäumen und Sträuchern findet sich nur sehr wenig oder gar kein Salpeter. Als Ausnahme ist schon lange *Sambucus nigra*

bekannt. Nach Molisch (29) enthalten auch *Fraxinus excelsior*, *Philadelphus coronarius*, *Acer negundo*, *Populus nigra* und *Lonicera* sp. Spuren dieses Salzes. Nach Frank (19, p. 480) führen auch *Vitis* und *Robinia Pseudacacia* Nitrat, ersterer im Blattstiel und in den Hauptrippen, letztere in den Gelenken der Blattstiele. Ich konnte außerdem in den Gelenken der Hauptblattstiele und in den Blättchen von *Caragana* salpetersaure Salze nachweisen. Die Zweige geben mit Diphenylamin infolge der Bildung von Huminssubstanzen keine Reaktion, mit Nitron lassen sich in ihnen Spuren von Nitrat nachweisen. Im Blattstiel von *Aesculus Hippocastanum* kommt gleichfalls Salpeter vor.

Interessant ist die Verteilung der Nitrate in *Tilia platiphylla*. Die Blattstiele erweisen sich, besonders im basalen Teil, als sehr reich. Die Zweige enthalten bedeutend weniger und nahezu vollständig auf die verbreiterten Markstrahlenden beschränkt. Die Reaktion ist besonders an Tangentialschnitten durch den Bast sehr schön wahrzunehmen. Mit Diphenylamin tritt auch bei Anwendung des Reagens von Ellram keine Blaufärbung ein, was jedenfalls auf den Chlorophyllgehalt zurückzuführen ist. Bei *Philadelphus coronarius* findet man das Rindenparenchym sehr nitratreich, während das Mark sehr schwache oder gar keine Reaktion gibt. Bei *Sambucus nigra* hingegen erhält man in allen Teilen mit Ausnahme des Holzes, das nur Spuren aufweist, einen sehr starken Niederschlag (Tafel II, Fig. 14).[1]

## 3. Verteilung in den Blättern.

In den Blättern lassen sich Nitrate mit Diphenylamin nur in der Nähe der Gefäßbündel nachweisen, in sehr nitratreichen Pflanzen reagiert auch das Mesophyll (Molisch, Frank, Schimper). Im allgemeinen wirkt das Chlorophyll störend, was zu Irrtümern bei der Untersuchung von panaschierten Blättern Anlaß geben kann. Zur Feststellung der Verteilung mittels Nitron sind die Kotyledonen von *Cucurbita Pepo* sehr geeignet. Das Schwammparenchym ist sehr $NO_3$-reich, die Palisadenzellen geben einen bedeutend schwächeren Niederschlag, die Gefäßbündel sind nitratfrei (Taf. II, Fig. 13). Blätter von *Ardisia*, die man auf einige Tage in eine 1prozentige $KNO_3$-Lösung stellt, geben dasselbe Resultat. Der Nitratverbrauch ist auf der stärker assimilierenden Blattoberseite wahrscheinlich größer als auf der Unterseite, daher ist im Palisadenparenchym weniger Nitrat nachweisbar.

Wenn man mittels Diphenylamin feststellen will, ob in panaschierten Blättern die grünen oder die gelben Teile nitratreicher sind, hat man zu berücksichtigen, daß die Bläuung infolge der Kontrastwirkung an den gelben Stellen leichter beobachtet wird und daß sich an den grünen außerdem die störende Wirkung des Chlorophylls oft geltend macht, wodurch Mißfärbung eintritt. Um grüne und gelbe Teile miteinander vergleichen zu können, muß man überdies solche von möglichst gleicher anatomischer Beschaffenheit wählen.

Für *Acer Pseudoplatanus* hat Timpe (35) gefunden: „Das panaschierte Blatt färbte sich im Nerven und den angrenzenden, völlig farblosen Gebieten intensiv blau. Schwächer war die Färbung in den gesprenkelten Gebieten, die grünen reagierten sehr schwach (p. 86).“ „Die Menge der Nitrate ist

[1]) Nach Frank (19, p. 479) ist auch das Mark nitratfrei. Er färbt sich nämlich mit Diphenylamin dunkelbraun, wodurch eine Bläuung verdeckt wird.

demnach um so größer, je geringer der Chlorophyllgehalt des Blattes ist (p. 87)." Für *Acer Negundo:* „Abgesehen von dem Hauptnerven, der überall große Mengen aufwies, war das Maximum in der Regel in den farblosen Gebieten. Selten war die Verteilung der Nitrate in den grünen und farblosen Gebieten gleichmäßig, noch seltener waren die weißen Gebiete ärmer an Nitraten (p. 96)."

Ich habe außer *Acer Negundo* noch folgende panaschierten Pflanzen untersucht: *Oplismenus imbecillis, Selaginella, Palangium, Aspidistra elatior, Aeonium, Sambucus nigra, Hedera helix* und *Funckia*, konnte aber zu keinem einheitlichen Resultat gelangen. Nitratarme oder nitratfreie Pflanzen, nämlich *Acer; Aspidistra* und *Funckia*, wurden auf einige Tage in eine stark verdünnte Salpeterlösung gestellt. Bei den meisten Pflanzen ging die Blaufärbung von den durchschnittenen Gefäßbündeln aus, von deren Größe ihre Intensität abhing, so daß man an ein und demselben Blatt bald im grünen, bald im weißen Teile die stärkere Reaktion erhielt. An einem Exemplar von *Acer Negundo*, das verhältnismäßig nitratreich war, konnte ich feststellen, daß ausgewachsene weiße Blätter bald Reaktion gaben, bald nicht. Ebenso verhielten sich Blätter, die zur Hälfte weiß, zur Hälfte grün waren.

Die Prüfung mit Nitron liefert deutlichere Resultate, die im allgemeinen mit den bei Anwendung von Diphenylamin erhaltenen übereinstimmen: Bei *Oplismenus, Selaginella, Aeonium, Hedera helix* und *Funckia*[1]) ist kein Unterschied zwischen den weißen und den grünen Teilen zu beobachten, bei *Palangium* sind die weißen Teile nitratreicher, bei *Aspidistra* und *Sambucus* die grünen. Bei *Acer Negundo* sind alle Fälle möglich. An Querschnitten von *Funckia* läßt sich mit Nitron sehr schön feststellen, daß der Nitratgehalt vom Rande gegen die Mitte zunimmt, was natürlich beim Vergleich verschieden gefärbter Stellen zu berücksichtigen ist.

## 4. Vorkommen in Blüten und Früchten.

Nach Angabe von Schimper (32, p. 227) fehlen Nitrate in Blütenteilen, speziell in der Korolle, konstant. In den Samenanlagen und im Pollen habe ich niemals Salpeter gefunden, wohl aber in den anderen Teilen, allerdings nur bei sehr nitratreichen Pflanzen:

*Tradescantia hypoleuca:* Kelch, Korolle, Filamente, Griffel ziemlich nitratreich, Haare $NO_3$-arm, Fruchtknotenwand gibt sehr selten Reaktion.

*Dianthus:* Kelch und Korolle sehr schwache Reaktion.

*Salvia officinalis:* Kelch und Korolle schwache Reaktion.

*Chelidonium majus:* Kelch, Korolle und Filamente sehr nitratreich.

*Anthirrhinum majus:* Kelch und Korolle (im basalen Teil) deutliche Reaktion.

Bei *Tradescantia hypoleuca, Chelidonium majus, Capsella bursa pastoris* und *Phaseolus vulgaris* konnte ich den Nitratverbrauch in den Früchten verfolgen. Solange sie wachstumsfähig sind, nimmt der Nitratgehalt zu, während der Reife veringert er sich. In den

---

[1]) Die Epidermis der grünen Teile besitzt auf der Oberseite keine Spaltöffnungen, auf der Unterseite bedeutend weniger als die der weißen Streifen. Nach Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, p. 45, besteht zwischen Panaschierung und Zahl der Spaltöffnung kein Zusammenhang.

reifen Früchten sind salpetersaure Salze nicht mehr nachweisbar. Bei *Phaseolus* kann man diese Verhältnisse an einer Frucht studieren. Diejenigen Teile der Schale, welche reife Samen umgeben, sind nitratfrei, die Partien, welche junge Samen umhüllen, geben Reaktion. Die innere chlorophyllfreie Schichte des Fruchtfleisches erweist sich als nitratreicher.

Es wird allgemein angenommen, daß die Nitrate in den Blättern zu organischen Stickstoffverbindungen verarbeitet werden und in Form von Aminosäuren in die Früchte wandern, wo sie zu Eiweiß aufgebaut werden. Die hier angeführten Beispiele sprechen dafür, daß die Nitrate mitunter erst in den Früchten assimiliert werden, in die der Stickstoff in anorganischer Form gelangt.[1])

### 5. Untersuchung von Guttationstropfen auf Nitrate.

Ich habe weiter die bei der Guttation ausgeschiedene Flüssigkeit auf Nitrate geprüft. Die Guttationstropfen wurden direkt untersucht, nur das von *Caladium antiquorum* im Laufe der Nacht ausgeschiedene Wasser, das man leicht in größerer Menge erhalten kann, wurde vorher im Exsikkator eingeengt. Lepeschkin (26, p. 438) hat wohl die abgesonderte Flüssigkeit vieler Pflanzen auf verschiedene organische und anorganische Stoffe geprüft und unter anderem Chloride, Sulfate und Karbonate darin nachgewiesen, über das Vorkommen von Nitraten fehlt jedoch jede Angabe. Das von *Tamarix articulata* Vahl ausgeschiedene Salz enthält nach Marloth (27) Nitrat in größerer Menge; durch Vergleichen mit bekannten $NaNO_3$-Lösungen hat er 17,2 Prozent gefunden. Ich habe die Guttationstropfen folgender Pflanzen auf Nitrate untersucht, die quantitative Bestimmung aber nicht durchgeführt:

| Name | mit Diphenylamin | mit Nitron |
|---|---|---|
| *Zea Mays* (Keimling) | sehr starke Blaufärbung | sehr starker Niederschlag |
| *Tropaeolum majus* | schwache „ | deutlicher „ |
| *Splitgerbera biloba* | keine „ | kein „ |
| *Fuchsia sp.* | „ „ | „ „ |
| *Nicotiana silvestris* | „ „ | „ „ |
| *Tradescantia viridis* | „ „ | „ „ |
| *Tolmiaea Menziesii* | „ „ | „ „ |
| *Zea Mays* (5 Tage alt) | überaus starke „ | sehr starker „ |
| „ „ (7 Wochen alt) | keine „ | kein „ |
| *Caladium antiquorum* | starke „ | starker „ |

[1]) Für *Papaver rhoeas* konnte ich feststellen, daß der Nitratgehalt des Blütenstieles gegen das obere Ende abnimmt, unterhalb der Blüte ist er sehr gering. Während der Fruchtbildung nimmt der Nitratgehalt, bes. im oberen Teile, sehr stark zu und auch der Milchsaft ist ziemlich $NO_3$-reich. Die Früchte selbst geben keine Reaktion.

Der Milchsaft von *Papaver somniferum* ist nitratfrei, ebenso von *Cichorium intybus*, *Euphorbia cyparissias* und *Campanula*. Der Milchsaft von *Chelidonium majus* enthält Nitrate, am reichlichsten im Blütenstiel. Die meisten Milchsäfte geben nach Schimper (32, p. 228) und Molisch (30, p. 52) keine Reaktion.

Gerade die Guttationstropfen von typischen Salpeterpflanzen geben keine Reaktion. In Schnitten von *Caladium* kann man wohl ziemlich viel Nitrat nachweisen, doch kommt es hier lange nicht zu einer solchen Anhäufung wie bei *Nicotiana* oder *Tradescantia*. Auch *Tropaeolum* ist nicht sehr nitratreich. Interessant ist, daß im Guttationstropfen der Keimlinge von *Zea Mays* viel Nitrat nachweisbar ist, in dem der älteren Pflanzen aber nicht. Die Erklärung hierfür liegt wohl in dem Umstande, daß die Zellen der Keimlinge noch unvollkommen entwickelt sind und die aufgenommenen Nitrate nicht speichern können.[1]) Das Fehlen der salpetersauren Salze im ausgeschiedenen Wasser bestimmter Pflanzen wird wohl gestatten, die Frage nach der Funktion des Epithems zu beantworten. Ist dieses im Vergleich zu den anderen Blatteilen bedeutend $NO_3$-reicher, so spielt es eine wesentliche Rolle beim Zurückhalten dieser für die Pflanze so wichtigen Salze.

Absolut frei von Nitrat habe ich in Übereinstimmung mit Schimper die Meristeme, Pollenkörner und Samenanlagen gefunden. So sind z. B. die Wurzelspitzen immer nitratfrei. Sehr schön läßt sich in Stengeln der Verlauf der Reaktion bis knapp unter den Vegetationspunkt verfolgen, während der Vegetationskegel selbst keinen Niederschlag gibt (Taf. II, Fig. 8).

## B. Über den Nachweis und das Vorkommen von Nitriten in den Pflanzen.

### I. Über den Nachweis von Nitriten.

Im Folgenden soll uns der Nachweis von Nitriten und ihr Vorkommen in der Pflanze beschäftigen. Bisher haben sich nur solche Reaktionen als anwendbar erwiesen, die auf der Bildung von Azofarbstoffen beruhen. Die Fällung von salpetriger Säure als Silbernitrit (mittels Silbernitrat) führt nur bei ziemlich konzentrierten Lösungen zu einem positiven Ergebnis, da das ausgeschiedene Salz in sehr viel Wasser, besonders beim Erwärmen, löslich ist.[2]) Die überaus empfindliche Reaktion mit Jodkaliumstärkekleister (Schönbein) wird von so vielen anderen oxydierenden Substanzen ebenfalls und in gleicher Weise geliefert, so daß sie für botanische Untersuchungen nicht in Betracht kommt. Sehr viele Pflanzensäfte färben Jodkaliumstärkekleister blau, ohne daß Nitrite in ihnen nachzuweisen wären (Schönbein, Molisch). Auf die Untersuchungen von Asō, der die Oxydation in gewissen Fällen auf die Gegenwart von Nitriten zurückführt, kommen wir noch später zurück.

Eine sehr empfindliche Reaktion, die zur Bildung von Bismarckbraun führt, rührt von P. Grieß her.[2]) Nitrite geben, selbst in sehr verdünnten Lösungen, mit Metadiamidobenzol (Metaphenylen-

---

[1]) Die Pflanzen wurden in Töpfen gezogen. Vielleicht trat in den älteren Kulturen bereits Nitratmangel ein.

[2]) C. R. Fresenius, Anleitung zur qualitativen chemischen Analyse, 1907, p. 315 ff.

diamin) in überschüssiger verdünnter Schwefelsäure eine charakteristische Gelbfärbung. Die folgende Probe gestattet selbst Spuren von salpetrigsauren Salzen nachzuweisen: Man versetzt die zu untersuchende Flüssigkeit mit einer wässerigen Sulfanilsäurelösung und fügt einige Tropfen Schwefelsäure und wässerige $\alpha$-Naphtylaminlösung hinzu. Noch bei überaus starker Verdünnung tritt deutliche Rosafärbung ein, die erhalten bleibt; nitritreiche Lösungen geben intensive Rotfärbung, die, unter gleichzeitiger Bildung eines Niederschlages, bald in gelb übergeht (P. Grieß). Bei der Untersuchung von Pflanzensäften ist diese Reaktion nur unter bestimmten Bedingungen, auf die wir noch zurückkommen, eindeutig.

Weitere Reaktionen, deren eingehende Besprechung a. a. O. ich mir vorbehalte, sind im Prinzip von den soeben besprochenen nicht verschieden:

1. Man versetzt die zu prüfende Lösung mit wässeriger Sulfanilsäure und zwei bis drei Tropfen konz. Salzsäure. Auf Zusatz von alkoholischer Diphenylaminlösung färbt sich die Flüssigkeit leuchtend rot. Noch schöner tritt die Reaktion ein, wenn man mit der Diphenylaminlösung sorgfältig überschichtet. Es bildet sich an der Berührungsstelle ein roter Ring, der auch bei sehr starker Verdünnung gut zu sehen ist.

2. Nitrite geben mit alkoholischer $\alpha$-Naphtylaminlösung und etwas verdünnter Salzsäure eine tiefdunkle Violettfärbung. Bei längerem Stehen von nicht zu stark verdünnten Lösungen fällt ein Niederschlag aus.

Bei allen Untersuchungen auf Nitrite ist darauf zu achten, daß die Laboratoriumsluft, besonders wenn mehrere Gasflammen im Arbeitsraum brennen, fast immer Nitrit enthält.[1]) Ferner muß man bei der Prüfung von Säften, die längere Zeit aufbewahrt werden, jede Infektion sorgfältig vermeiden.

## II. Über das Vorkommen von Nitriten in Pflanzen.

In der Literatur finden sich einige Angaben über Beobachtungen, nach welchen das Vorkommen von Nitriten in der lebenden Pflanze erwiesen sein soll. Czapek (14, p. 207, 208) schreibt hierüber:

„Laurent hat wohl zuerst auf die Reduktion von Nitraten durch höhere Pflanzen aufmerksam gemacht, indem er zeigte, daß Keimpflanzen imstande seien, Nitrate zu Nitrit zu reduzieren. Jorissen erhob jedoch Zweifel dagegen und in der Folge wurde diese Reduktion lange Zeit als Werk von Bakterien angesehen.“ Nach Molisch u. a. wirken Nitrite schädigend, daher sah man von der intermediären Nitritbildung in Laubblättern ab. „In letzter Zeit ist jedoch die Frage, ob Nitritbildung durch Nitratreduktion im Pflanzenkörper möglich ist, in ein anderes Stadium getreten, nachdem Godlewski und Polzeniusz an keimenden Samen in steriler Kultur neuerdings die Nitritbildung aus Salpeterlösung im anaëroben Leben feststellten und Nabokich diese Er-

[1]) W. Rullmann, zitiert nach O. Richter, Die Bedeutung der Reinkultur. 1907, p. 19—21.

scheinung für den anaëroben Stoffwechsel steriler Keimlinge mittels der Jodreaktion bestätigen konnte. Sehr wahrscheinlich ist aber auch nach den Befunden von Asō in den Knollen und Knospen von *Sagittaria* Nitrit zugegen, nachdem hier sowohl die Jodstärkereaktion als die Grieß'sche Reaktion positiv ausfallen und Oxydasen anscheinend hierbei nicht in Betracht kommen. Vorkommen von Nitriten wurde übrigens auch von Tjaden Modderman für den Stengelsaft von *Fuchsia* und von Giustiniani für *Urtica* angegeben."

Nach Euler (Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, III. 1909) ist das Vorkommen von Nitriten in Pflanzen wahrscheinlich:

„Bei wiederholten unter aseptischen Kautelen angestellten Versuchen hat sich ergeben, daß höhere Pflanzen Nitrit aus Nitrat bilden (p. 133)."

Auf diese Angabe stützt sich jedenfalls Baudisch (7, 8) bei seinen Untersuchungen über Nitratassimilation und Eiweißbildung, die sich übrigens in sehr wenig gestützte Hypothesen verlieren, wenn er sagt:

„Da Nitrite in den Pflanzen mit Sicherheit (?) nachgewiesen werden konnten und auch Nitrite ebenso gute Stickstoffnahrung sind wie Nitrate (was nach Treboux [37] nur für alkalische Nährlösungen gilt), so nimmt man intermediär Nitritbildung an (8, p. 521)." [1])

Die Untersuchungen von Laurent (nach Czapek 14, p. 207) und von Godlewski und Polzeniusz (22, p. 252 f.) haben nicht den Zweck, Nitrite in den Pflanzen nachzuweisen, sondern die Reduktion von Nitraten zu Nitriten durch keimende Samen und Knollen darzutun. Diese Überführung erfolgt in steriler Kultur bei Sauerstoffmangel durch intramolekulare Atmung. Bei der Keimung von Erbsensamen in einer $^1/_2$ prozentigen Salpeterlösung konnten Godlewski und Polzeniusz die Bildung von salpetriger Säure in der Lösung feststellen, während sie den durch die Kalilauge nicht absorbierten Anteil des angesammelten Gases, der etwa 5,5 % — nämlich 6,4 cc von 112,6 — betrug, nicht näher untersuchten. Die Autoren nehmen an, daß dieses Gas Stickstoff sei oder aus Oxyden des Stickstoffes bestehe. Übrigens ist die Frage, ob Erbensamen tatsächlich Salpeter zu reduzieren vermögen, noch nicht endgiltig entschieden; Jodin und Jorissen sprechen sich dagegen aus, während Nabokich die Nitritbildung bestätigt (14, p. 207 f.).

Nach Angabe von Czapek soll Giustiniani (21) in *Urtica* salpetrige Säure nachgewiesen haben. Das von ihm benützte Referat zeigt, daß diese Behauptung jeder Grundlage entbehrt. Giustiniani fand, daß der Saft frischer Nesseln, besonders vor der Blüte, bei der Destillation Dämpfe von salpetriger Säure entwickelt. „Mit fortschreitender Vegetation nimmt diese Erscheinung ab und verschwindet in der trockenen Pflanze. Die Entwickelung von salpetriger Säure ist wohl eine Folge gleichzeitiger Gegenwart von Nitraten und von Ameisensäure."

---

[1]) Wie Molisch (29) gezeigt hat, zerstören höhere Pflanzen Nitrite, die ihnen als Stickstoffnahrung geboten werden, sehr rasch, weshalb sie nur unter den günstigsten Bedingungen nachweisbar sein werden.

Ein anderes Vorkommen von Nitriten hat Tjaden Modderman (36) angegeben. In dem Saft, der aus einem abgeschnittenen Fuchsiastamm austritt, konnte er salpetrige Säure nachweisen. Die in Betracht zu ziehenden Möglichkeiten ihres Entstehens sind: Sie kann aus der Erde stammen, sie kann im Stengel gebildet werden, sie kann sich endlich in der Zeit zwischen Auffangen und Untersuchung in der Flüssigkeit selbst bilden. Die erste Möglichkeit ist außer acht zu lassen, da die Erde sich als nitritfrei erwies, die zweite konnte nicht weiter verfolgt werden und die letzte hält der Autor für unwahrscheinlich.

Ich konnte durch einen überzeugenden Versuch feststellen, daß in dem austretenden Saft Nitrite nachweisbar sind, aber nur durch die Tätigkeit von Bakterien entstehen können. Vier zweijährige Fuchsiastämme wurden 3—4 cm über der Erde abgeschnitten und mittels eines kurzen Kautschukschlauches wurde an jeden Stumpf ein in eine umgebogene Kapillare ausgezogenes Glasrohr angesetzt (Molisch, 31). Die durch den Wurzeldruck ausgepreßte Flüssigkeit wurde in einem Reagensrohr aufgefangen. Die Pflanzen wurden im Kalthaus des Institutes aufgestellt, und zwar zwei im Licht und zwei unter Dunkelstürzen. Je einer dieser Versuche wurde möglichst steril, der andere nicht steril durchgeführt.[1])

Bei dieser Versuchsanstellung waren folgende Ergebnisse zu erwarten:

1. Der nicht sterile Lichtversuch sollte Reduktion zu Nitrit, eventuell noch weiter, zeigen.

2. Der sterile Lichtversuch sollte teilweise Zersetzung des Nitrates durch das Licht erkennen lassen. Bekanntlich hat Baudisch (7) nachgewiesen, daß verdünnte Salpeterlösungen im Licht zum Nitrit reduziert werden.

3. Im nicht sterilen Dunkelversuch war dasselbe Resultat zu erwarten wie im entsprechenden Lichtversuch, jedoch in schwächerem Maße.

4. Im sterilen Dunkelversuch mußte die Flüssigkeit unverändert bleiben, es durften also nur Nitrate nachweisbar sein.

---

[1]) Die steril durchgeführten Versuche wurden folgendermaßen angestellt: Die am kapillaren Ende zugeschmolzenen Glasröhren wurden mit dem Kautschukschlauch verbunden, dieser mit einem Wattepfropf versehen, worauf sie in den Dampfsterilisator kamen. Gleichzeitig wurden Proberöhren sterilisiert, die mit einem gut anliegenden durchbohrten Kork — die Bohrung wurde mit Watte ausgefüllt — versehen waren. Die Pflanzen wurden einige Zentimeter über der Erde geköpft, nachdem sie dort mit einer schwachen Sublimatlösung gewaschen worden waren. Die Schnittfläche wurde mit einem sterilisierten Skalpell hergestellt. Der aus dem Schlauch hervorragende Teil der Watte wurde abgeschnitten und der Rest beim Aufsetzen des Rohres in den Schlauch hineingestoßen. Die Ränder des Schlauches wurden mit venetianischem Lack überstrichen. Hierauf wurde die Kapillare abgeflammt, die Watte aus dem Kork entfernt und das Ende der Kapillare beim Einführen in die Bohrung abgebrochen. Auch hier wurde mit Lack abgeschlossen. Gleich nach Zerlegung der Versuche wurden einige Tropfen auf Pepton-Gelatine geimpft. Es kamen nur eine Penicillium- und eine Bakterienkolonie auf. Für die Anleitung bei diesen Versuchen möchte ich Herrn Assistenten Gicklhorn meinen besten Dank ausdrücken.

Die in 1. gewonnene Flüssigkeitsmenge war so gering, daß sie nicht untersucht werden konnte. Im zweiten Fall waren nur Nitrate (mit Diphenylamin und mit Nitron) nachweisbar. Jedenfalls war die Zeit — 5 Tage — zu kurz und die Belichtung zu gering, als daß Nitritbildung hätte erfolgen können. Die im nicht sterilen Dunkelversuch gewonnene Flüssigkeit gab zur selben Zeit mit Diphenylamin und mit Nitron sehr deutliche Reaktion (Nitrat oder Nitrit), die Untersuchung auf Nitrite gab ein sehr deutliches positives Resultat (nach Grieß und nach Lunge), mit Nessler's Reagens einen rötlichen Niederschlag.[1]) In der Flüssigkeit des letzten Versuches wurden tatsächlich nur Nitrate gefunden. Er wurde nach dem Öffnen der Proberöhre ins Licht gestellt, so daß er dem nicht sterilen Lichtversuch entsprach. Nach einigen Tagen konnte das Verschwinden von Nitrat und Nitrit konstatiert werden, mit Nessler'schem Reagens trat sehr starke Fällung ein, so daß die Nitratreduktion beendet war.

Daß die Versuche 2 und 4 für unsere Zwecke ausreichend steril, d. h. frei von nitritbildenden Bakterien waren, geht auch daraus hervor, daß in der Flüssigkeit keine Nitrite nachgewiesen werden konnten.

Ein gewöhnlicher, nicht steriler Wurzeldruckversuch wurde mit einem Exemplar von *Boehmeria utilis*, einer gleich *Fuchsia* sehr nitratreichen Pflanze, angestellt. Die ersten austretenden Tropfen lieferten sehr starke Nitratreaktionen. Nitrite waren nicht nachweisbar, traten aber schon nach 6—7 Stunden auf. Am nächsten Tag war bereits so viel salpetrige Säure vorhanden, daß die Reaktionen (Grieß und Lunge) sehr intensiv eintraten. Nach weiteren zwei Tagen waren auch die Nitrite verschwunden, dagegen war die Reaktion mit Nessler's Reagens bedeutend stärker geworden.

Diese Versuche und die Tatsache, daß ein aus Blättern und Stengeln von *Fuchsia* hergestellter Preßsaft nitritfrei ist, beweisen, daß die salpetrige Säure nicht in der Pflanze selbst vorkommt, sondern erst außerhalb durch Bakterien gebildet wird.

Was nun die von Asō (4, 5, 6) untersuchten Pflanzen anlangt, so waren diese: *Sagittaria*, *Pisum* und *Solanum tuberosum*. Die Fehlerquellen sind bei der Untersuchung auf Nitrite so zahlreich und Asō hat leider so wenige ausgeschaltet, daß es sich als notwendig erwies, nahezu alle seine Angaben nachzuprüfen.

### Versuche mit *Sagittaria sagittifolia*.

Nach Asō (4, 5, 6) sollen im Preßsaft der Knollen und Knospen (gemeint sind Blattknospen „the buds of the *Sagittaria* bulb") Nitrite nachweisbar sein. Der ausgepreßte Saft reagiert mit Jodkaliumstärkekleister, was allgemein auf die Gegenwart von Oxydasen zurückgeführt wird. Man kann aber auch, unter Außerachtlassung gewisser Vorsichtsmaßregeln, die Grieß'sche Reaktion erhalten, woraus Asō auf das Vorhandensein von Nitriten schloß.

---

[1]) Auch organische Stickstoffverbindungen liefern diese Reaktion.

Bach und Chodat (zitiert nach Asō, 6) nehmen wieder an, daß es sich nur um Oxydasen handle, und Asō hat auf Grund ihrer Untersuchungen, deren Ergebnisse er bestätigen mußte, seine Ansicht folgendermaßen eingeschränkt: Die Sprosse von *Sagittaria* enthalten Nitrite. In der Knolle wird die Bläuung des Jodkaliumstärkekleisters von Oxydasen hervorgerufen; ausgenommen hiervon ist die Schale, in welcher salpetrige Säure vorkommt.

Ein orientierender Versuch von mir hatte folgendes Resultat: Schnitte durch die Knolle gaben mit Diphenylamin, Nitron, Metadiamidobenzol und Sulfanilsäure-$\alpha$-Naphtylamin keine Reaktion. In allen Fällen zeigt sich eine mehr weniger weitgehende Rotfärbung, die zumindest immer in der Epidermis auftritt. Man kann sie auch bei Anwendung von Säuren allein erzielen, von deren Stärke und Konzentration ihre Intensität abhängt. Der Preßsaft wird mit Sulfanilsäure, Essigsäure und $\alpha$-Naphtylamin deutliche rosa.

Asō stellte seine Versuche so an, daß er Knollen zerrieb, mit heißem Wasser auszog und nach dem Filtrieren auf Nitrite prüfte. Die Reaktion fiel, auch wenn vorher mit Bleiazetat gefällt wurde, positiv aus und ein Vergleich mit Kontrollproben ergab eine Nitritkonzentration von 1 : 100000.

Wie ich mich durch eingehende Untersuchungen überzeugt habe, wird die Rosafärbung nicht durch salpetrigsaure Salze, sondern durch Anthokyan und seine Muttersubstanzen bedingt.[1]) Die Stärke der Reaktion ist also von dem Gehalt der Knollen an diesen Stoffen abhängig und von dem Umstand, ob zur Extraktion kaltes oder warmes Wasser verwendet wird; im ersten Fall ist sie natürlich schwächer. Hierzu kommt noch, daß die käuflichen Bleisalze immer die Grieß'sche Reaktion geben. Asō hat die meisten Untersuchungen an Bleiazetatfällungen angestellt und es war ihm daher möglich, Nitrite nachzuweisen. Diese waren jedoch nicht im Preßsaft, sondern im Bleiazetat vorhanden.[2])

Zum Nachweis von Nitriten hat Asō auch Jodkaliumstärkekleister verwendet. Viele Pflanzensäfte geben mit diesem Reagens Blaufärbung, verlieren aber beim Erhitzen diese Fähigkeit. Nach Asō sind die Aminoverbindungen und der Säuregehalt die Ursache dieser Erscheinung, was er durch folgenden Versuch beweisen will. Gleiche Mengen einer 0,001prozentigen $KNO_2$-Lösung und einer 1prozentigen Asparaginlösung werden gemischt und in drei Teile geteilt. Der erste wird mit einem Tropfen nitritfreier Lauge alkalisch gemacht, der zweite mit Essigsäure angesäuert, der dritte bleibt neutral. Nachdem man einige Minuten erhitzt hat, gibt die saure Lösung keine Reaktion auf Nitrite. Tatsache ist, daß Aminosäuren durch salpetrige Säure unter Freiwerden von Stickstoff in Oxysäuren übergeführt werden, zu diesem Versuch genügt

---

[1]) Die Schale der Sagittariaknolle ist blaugrün bis blau gefärbt und wird beim Einlegen in Säure intensiv rot.

[2]) Eine nitritfreie Bleiazetatlösung stellt man durch Auflösen von Blei in Essigsäure her.

aber das Kochen mit Essigsäure allein. Sowohl die Grieß'sche als auch die Jodkaliumstärkekleisterreaktion fallen negativ aus, die Aminoverbindung ist also überflüssig. Damit will ich aber nicht sagen, daß sie beim Erhitzen eines Pflanzensaftes keine Rolle spielt, sondern nur ausdrücken, daß sich durch den Versuch von Asō nicht entscheiden läßt, ob ein Zusammenwirken von Säure und Aminoverbindung zur Zersetzung des Nitrits notwendig ist. Beim Kochen in alkalischer Lösung müssen die Nitrite erhalten bleiben. Asō findet nun, daß ein angesäuerter Preßsaft von Sagittariasprossen die Reaktion von Grieß schwächer gibt als ein alkalischer. Ich kann diese Beobachtung nicht bestätigen und werde noch auf sie zu sprechen kommen.

Was das Vorkommen von Nitriten in den Knollen anbelangt, so sollen sie sich in der Schale finden. Nach früheren Untersuchungen wollte Asō (4, 5) sie in der ganzen Knolle nachgewiesen haben.

Folgender Versuch zeigt, daß weder das parenchymatische Grundgewebe noch die Schale salpetrige Säure enthält. Ein aus geschälten Knollen hergestellter Preßsaft gab deutliche Rosafärbung. Die eine Hälfte wurde mit Bleiazetat gefällt, die andere zu gleichen Teilen bei neutraler, alkalischer und saurer Reaktion gekocht. Der alkalische Teil gab dann keine Färbung mehr. Das Filtrat der Bleiazetatfällung wurde ebenso behandelt.[1]) Infolge des geringen Anthokyangehaltes werden die Unterschiede hier noch deutlicher, denn es genügt ganz kurzes Kochen mit Lauge, um das Eintreten der Reaktion zu verhindern. Wenn zu viel KOH genommen wird, kann die schwache Gelbfärbung, die beim Aufkochen entsteht, Spuren einer Reaktion vortäuschen. Der aus der Schale hergestellte Preßsaft verhielt sich genau so, nur war die Rosafärbung etwas stärker.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Prüfung der Sprosse auf Nitrite. Die überaus schwache Reaktion, welche ein Preßsaft mit Sulfanilsäure-$\alpha$-Naphtylamin gibt, ist auf die Gegenwart von Anthokyan zurückzuführen, die stärkere Reaktion, welche nach Fällung des Saftes mit basischem Bleiazetat eintritt, auf die Verunreinigung des käuflichen Salzes.

Bei Behandlung von Quer- und Längsschnitten mit Diphenylamin kann man eine sehr schwache auf das Scheidenblatt beschränkte Blaufärbung konstatieren. Der Nitratgehalt ist so gering, daß mit Nitron keine Reaktion eintritt. Führt man die Schnitte durch Sulfanilsäure, 2 n $H_2SO_4$ und $\alpha$-Naphtylamin, so kann man zwar eine deutliche Rosafärbung sehen, die sich nur auf die Epidermis und die äußerste Hülle erstreckt, die aber schon durch 2 n $H_2SO_4$ allein hervorgerufen wird.

Einige Sprosse wurden nach dem Zerreiben mit heißem Wasser ausgezogen. Das Filtrat gab schwache Rosafärbung, die auf Zusatz

---

[1]) Die Fällung mit konzentriertem Bleiazetat ist eine vollständige. Es ist aber zweckmäßig, eine verdünnte Lösung anzuwenden, so daß etwas Anthokyan zurückbleibt.

von KOH in grüngelb umschlug und nach Hinzufügen von Säure wieder hervortrat. Mit Metadiamidobenzol trat keine Reaktion ein, ebenso wenig mit Diphenylamin, was für einen überaus geringen Nitratgehalt spricht. Geschälte Sprosse verhalten sich ebenso. Der aus der Schale gewonnene Preßsaft, der die gleichen Reaktionen gibt, wurde mit einer sehr verdünnten $NaNO_2$-Lösung und mit einer wässerigen Anthokyanlösung aus Blättern von *Tradescantia zebrina* verglichen. Die Farbe, welche die $NaNO_2$-Lösung gab, entsprach an Stärke der Färbung, die der Preßsaft lieferte. Mit KOH versetzt, ging sie in ein schwaches Gelb mit sehr deutlichem Stich ins Orange über, die Anthokyanlösung gab bei gleicher Behandlung grüngelbe Färbung. Mit der letzteren stimmte der Preßsaft ganz genau überein. Mitunter auftretende Differenzen, wie schwache Grünfärbung in alkalischer, Farblosigkeit in saurer Lösung, sind wohl auf Schwankungen im Gehalt an Anthokyan und dessen Muttersubstanzen zurückzuführen. Daß Gerbstoffe in den Sprossen enthalten sind, kann man an Schnitten feststellen, die man in Eisenchloridlösung legt; es tritt nicht sehr starke, aber nahezu über die ganzen Schnitte verteilte Reaktion ein. In einem Falle konnte ich an einem angeschnittenen Sproß, der an der Luft liegen blieb, starke Rotfärbung wahrnehmen. Die mit dem Preßsaft angestellten Proben fallen durchweg negativ aus, wenn er vorher mit nitritfreiem Bleiazetat gefällt wurde.

Ein aus Sprossen hergestellter Preßsaft wurde bei neutraler, alkalischer und saurer Lösung erhitzt. Er gab vor und nach der Fällung mit Bleiazetat die gleichen Resultate wie der Saft aus den Knollen.

Alle diese Untersuchungen zeigen, daß Nitrite in den Knollen und Sprossen von *Sagittaria sagittifolia* nicht vorkommen. Wären Nitrite vorhanden, so müßte die Reaktion nach dem Kochen mit Lauge erhalten bleiben, nach dem Erhitzen mit Säure zerstört werden. Es ist aber das Gegenteil der Fall, ein Beweis, daß es sich hier um Anthokyan und Gerbstoffe handelt.

## Versuche mit Erbsen.

Auch die von Asō (6, p. 323) mitgeteilten Ergebnisse seiner mit Erbsen angestellten Versuche kann ich nicht bestätigen. Er hat Preßsäfte von Wurzeln, Wurzelknöllchen, den weißen Stengelteilen und den grünen mit negativem Resultat auf Nitrite geprüft. Versetzt er aber den aus den weißen Teilen hergestellten Saft mit Bleiazetat, so kann er nach der Filtration Nitrite nachweisen, während der aus den grünen Partien hergestellte Extrakt auch dann keine Reaktion gibt. Ich habe auch den Wurzelpreßsaft untersucht und bin zu folgenden immer gleichen Resultaten gelangt: Vor der Fällung treten die Reaktionen niemals ein, nach der Fällung nur bei Anwendung von käuflichem Bleiazetat. Dann aber treten die Färbungen in sämtlichen Preßsäften gleichmäßig auf. Nach Fällung mit selbst hergestelltem nitritfreiem Bleiazetat kann man niemals Rosafärbung erzielen, so daß von einem Vorkommen

von Nitriten in dem weißen unterirdischen Stengelteil der Erbse nicht die Rede sein kann. Den Wurzelpreßsaft darf Asō nicht zum Vergleich heranziehen, da er ihn nur ohne Behandlung mit Bleiazetat untersucht hat, die Angabe, daß der Saft des oberirdischen Teiles nach der Fällung keine Reaktion zeige, wird auf einem Beobachtungsfehler beruhen, denn bei dem geringen Nitritgehalt, den manche Bleipräparate aufweisen, kann die Färbung oft erst nach einigen Stunden eintreten.

## Versuche mit Kartoffeln.

Ein weiteres Vorkommen von Nitriten gibt Asō (6) für die im Dunkeln gezogenen Triebe von Kartoffeln an. Die Richtigkeit dieser Beobachtung konnte ich bestätigen. Dieses Beispiel steht unter den höheren Pflanzen vielleicht vereinzelt da.

Ein aus etiolierten Trieben hergestellter Preßsaft gibt sowohl die Grieß'sche Reaktion als auch sehr deutliche Rosafärbung mit Sulfanilsäure-Diphenylamin. Eine größere Anzahl Triebe wurde, unter Zusatz von Toluol, mit wenig destilliertem Wasser zerrieben und ausgepreßt. Die so gewonnene Flüssigkeit wurde in vier Teile geteilt und 1. durch ein mehrfaches Papierfilter, 2. durch eine Chamberland-Kerze filtriert, 3. mit Bleiazetat, 4. mit der doppelten Menge 96 %igen Alkohols gefällt und filtriert. Sämtliche Proben gaben Reaktionen auf Nitrite, die erste etwas schwächer, da die Flüssigkeit nicht ganz klar war. Auch der mit Wasser aufgenommene Rückstand der Alkoholfällung enthielt Nitrite, was ja leicht erklärlich ist, da salpetrigsaure Salze auf viel Zusatz von starkem Alkohol, besonders in Gegenwart von kolloïdaler Substanz, teilweise ausfallen. Nun wurde jede Probe in neutraler, alkalischer und saurer Reaktion aufgekocht und neuerdings geprüft. In der sauren Lösung wurde keine Färbung erhalten. Schnitte von den Trieben färbten sich intensiv blau. Diese Kartoffeln hatten in Gartenerde gekeimt. Ich untersuchte nun Sprosse, welchen, da sie im Keller bez. im Warmhaus getrieben hatten, keine Nährsalze von außen zugeführt worden waren. Die Prüfung wurde in der gleichen Weise angestellt und ergab das gleiche Resultat. Die Knollen gaben mit Diphenylamin-Schwefelsäure keine Reaktion, die Uutersuchung des Preßsaftes auf Nitrite hatte aber ein positives Ergebnis. Um die Frage nach dem Ursprung der Nitrite weiter zu verfolgen, prüfte ich den Preßsaft von Kartoffeln, die äußerlich noch keine Zeichen einer Keimung zeigten. Auch hier war salpetrige Säure nachweisbar.[1]) Die Knollen befanden sich schon fast am Ende ihrer Ruheperiode, es ist daher möglich, daß chemische Prozesse, die der Keimung vorangehen, bereits erfolgt sind. Um zu entscheiden, ob die Nitrite erst bei der Keimung entstehen oder bereits vorhanden sind, ist es notwendig, die Knollen in verschiedenen Stadien zu prüfen, wobei man mit eben gebildeten zu beginnen hat. Diese Untersuchung gedenke ich im nächsten Sommer durchzuführen.

---

[1]) Wenn man Schale und Parenchym getrennt untersucht, kann man keine Unterschiede feststellen.

Auch ein im Dunkeln steril hergestellter Preßsaft gab ebenso deutliche Reaktion auf Nitrite. Da in sämtlichen Fällen auch schon die ersten Tropfen des filtrierten Saftes Nitrite enthielten, ist wohl kaum anzunehmen, daß sie post mortem entstanden sein sollen.

### Untersuchung von *Erythrina coralloides.*

In den bisher besprochenen Fällen handelt es sich ausschließlich um Versuche, Nitrite in unterirdischen Organen und jungen Trieben nachzuweisen. Über das Vorkommen von salpetriger Säure in Blättern existiert meines Wissens nur eine einzige Angabe. Weehuizen (39) will sie auf folgende Weise in *Erythrina* nachgewiesen haben:

„Wenn die Blätter gequetscht und feuchtes Jodkalium-Stärkepapier in die Nähe gebracht wurde, so färbte das Papier sich blau, und wenn das Papier mit einer Sulfanilsäurelösung und verdünnter Schwefelsäure getränkt wurde, so blieb es unverändert, zeigte jedoch nach dem Betupfen mit alkoholischer $\alpha$-Naphtylaminlösung eine karminrote Färbung. Wenn die Blätter zuvor in kochendem Wasser getötet wurden, so zeigten sie diese Reaktionen nicht. Verfasser brachte auch 100 gr frischgepflückte Blätter in Kolben und stellte diese nach einer halben Stunde in Wasser von 100° C. Die entweichende Luft ergab obenerwähnte Reaktionen . . .“

„Nach der Meinung Verfassers wird die Säure durch Enzymspaltung eines Glykosides gebildet.“

Der aus Blättern sowie der aus Blattstielen und Stengeln von *Erythrina coralloides* hergestellte Preßsaft gibt, wie ich feststellen konnte, vor und nach der Fällung mit nitritfreiem Bleiazetat tatsächlich sofort sehr deutliche Nitritreaktion. Nähert man aber den gequetschten Blättern die feuchten Reagenspapiere, so gelingt es nicht, auf diese Weise salpetrige Säure nachzuweisen. Die übrigen von Weehuizen angestellten Versuche konnte ich wegen Mangels an Material nicht durchführen, doch spricht das sofortige Eintreten der Reaktion im steril hergestellten Preßsaft — der ganze Versuch dauert übrigens nur einige Minuten — dafür, daß die Nitrite wohl an und für sich in der Pflanze vorkommen und nicht erst in den abgeschnittenen Blättern entstehen.

### Untersuchung von Wurzelknöllchen.

In Schnitten von Wurzeln von *Phaseolus multiflorus* erhielt ich mit Nitron einen ziemlich starken Niederschlag. Schnitte durch Wurzelknöllchen gaben bedeutend stärkere Reaktion. Ein aus den Knöllchen hergestellter Preßsaft gab die Grieß'sche Reaktion sehr deutlich.[1]) Wenn ich den Saft von Zeit zu Zeit untersuchte, konnte ich beobachten, daß die Färbung immer stärker wurde. Ein aus harten, frischen Knöllchen gewonnener Preßsaft verhielt sich genau

[1]) Unter den Knöllchen befanden sich auch solche, die schon zum Teil entleert und zerfallen waren.

so, d. h. er gab schon nach viertelstündigem Stehen viel stärkere Färbung. Die Reaktion des Saftes von alten, teilweise zerfallenen Knöllchen änderte sich aber nicht, ein Beweis, daß das Auftreten von Nitriten auf die vorhandenen virulenten Bakterien und nicht auf eine Infektion aus der Luft zurückzuführen ist. Daß es sich tatsächlich um Nitrite handelt, ergibt sich auch daraus, daß die Färbung nach Zusatz von Harnstofflösung — salpetrigsaure Salze werden durch Harnstoff zersetzt — bedeutend schwächer eintritt. Der Preßsaft von Phaseoluswurzeln gibt keine Reaktion auf Nitrite.

Mit demselben Erfolg wurden auch die Wurzelknöllchen von *Cytisus sp.*, *Swainsonia Badelli* und *Medicago sp.* untersucht.

Diese Beobachtungen sind eine Stütze der von Czapek (13, p. 644 ff.) aufgestellten Hypothese, nach welcher man die Bindung von Luftstickstoff durch Bakterien als den der Nitritspaltung entgegengesetzten Vorgang aufzufassen hat, entsprechend der Gleichung: $NH_4NO_2 \rightleftarrows N_2 + 2H_2O +$ Energie, wobei die Energiezufuhr jedenfalls durch die grüne Pflanze erfolgt, welche die Kohlehydrate liefert.

---

Zum Schlusse erübrigt mir noch die angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Hans Molisch meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und die mannigfache Unterstützung. Herrn Prof. Dr. Richter und Herrn Assistenten Dr. Vouk muß ich für das rege Interesse gleichfalls meinen besten Dank ausdrücken.

## Zusammenfassung.

Die wichtigeren Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind:

1. Die in der Chemie zur quantitativen Bestimmung der Salpetersäure angewendete Reaktion von Busch mit „Nitron“, die bereits in der Mineralogie zum mikrochemischen Nachweis von Nitraten dient, wurde auf ihre Brauchbarkeit für botanische Untersuchungen geprüft und als sehr geeignet zur lokalisierten Fällung von Salpetersäure erkannt. Alle anderen Niederschlagsreaktionen auf Nitrate haben sich als unzweckmäßig erwiesen.

2. Salpetersaure Salze kommen, wie schon Molisch gezeigt hat, vorwiegend in krautigen Pflanzen vor. Mit der Nitronreaktion wurden auch in *Tilia*, wo die Diphenylaminreaktion trotz Vorbehandlung der Schnitte mit dem Reagens von Ellram versagte, Nitrate nachgewiesen.

Die Angaben von Kny über den Ort der Nährstoffaufnahme durch die Wurzel werden mit Hilfe dieser Reaktion überprüft und bestätigt.

Über die Verteilung der Nitrate in den Stengeln und Blättern konnte ein genaueres Bild gewonnen werden als bisher. Es wurde ferner der Salpeterverbrauch in den Früchten einiger Pflanzen genauer verfolgt und außerdem auch festgestellt, daß in der Guttations-

flüssigkeit der typischen Nitratpflanzen Salpeter fehlt, während er in dem ausgeschiedenen Wasser von anderen und von Keimlingen vorkommt.

3. Zum Nachweis von Nitriten wurde außer der Grieß'schen Reaktion (Sulfanilsäure-$\alpha$-Naphtylamin) auch Sulfanilsäure-Diphenylamin angewendet.

Bezüglich des Vorkommens von Nitriten in Pflanzen wurde festgestellt:

Sie kommen in der durch den Wurzeldruck ausgeschiedenen Flüssigkeit von *Fuchsia* nicht vor, sondern entstehen erst durch die Tätigkeit von Bakterien und Pilzen.

In den Knollen und Sprossen von *Sagittaria sagittifolia* und im unterirdischen, weißen Stengenteil von *Pisum* sind sie gleichfalls nicht nachweisbar. Der Eintritt der Reaktion ist auf die Gegenwart von Anthokyan und Gerbstoffen im Preßsaft, bez. auf Verunreinigung des zur Fällung angewendeten Bleisalzes zurückzuführen.

Im Preßsaft von etiolierten Kartoffeltrieben hat Asō Nitrite nachgewiesen, was bestätigt werden konnte. Es wurde in der vorliegenden Arbeit gezeigt, daß sie auch dann zu finden sind, wenn die Sprosse sich ohne Zufuhr von Nährsalzen entwickelt haben. Im Preßsaft der Knollen sind Nitrite selbst dann nachweisbar, wenn diese äußerlich keine Keimung zeigen. Auch im Preßsaft von Erythrina-Blättern finden sich Nitrite.

Nitrite wurden ferner in den Wurzelknöllchen einiger Leguminosen gefunden, in besonders reichem Maße bei *Phaseolus multiflorus*.

## Literaturverzeichnis.


1. Acqua, C., Ricerche sul luogo di utilisazione dell' azoto dei nitrati nel corpo delle piante. (Rendic. Accad. Lincei. XIX. 1910, 5. I. Sem. p. 339—349 Ref.: Bot. Zentralbl. 1911. II. p. 455.)
2. Arnaud, A., Recherches sur la cinchonamine, nouvel alcaloide des quinquinas. (Ann. de chim. et de phys. T. XIX. 1890. p. 93—131.)
3. — u. Padé, L., Recherche chimique de l'acide nitrique, des nitrates dans les tissus végétaux. (Compt. rend. T. 98. 1884. p. 1488—1490.)
4. Asō, K., On the Chemical Nature of the Oxidases. (Bull. Argic. Coll., Tokyo Imp. Univ. Vol. V. p. 481—489.)
5. — Which compound in certain plant-juices can liberate iodine from potassium iodid? (Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XV. 1903. p. 208—214.)
6. — On the Nature of Oxidases. (Ebenda. Bd. XVIII. 1905. p. 319—326.)
7. Baudisch, O., Über Nitrat- und Nitrit-Assimilation. [I. Lichtchemische Mitteilung.] (Ber. Dtsch. chem. Ges. Jg. 44. 1911. p. 1009—1013.)
8. — Über Nitrat- und Nitritassimilation und über eine neue Hypothese der Bildung von Vorstufen der Eiweißkörper in den Pflanzen. (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 32. 1912. p. 520—540.)

9. Behrens, H., Anleitung zur mikrochemischen Analyse der wichtigsten organischen Verbindungen. H. 3. 1896.
10. — Anleitung zur mikrochemischen Analyse. Hamburg u. Leipzig 1899.
11. Brauns, R., Eine mikrochemische Reaktion auf Salpetersäure. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikrosk. Bd. XIII. 1896. p. 207.)
12. Busch, M., Gravimetrische Bestimmung der Salpetersäure. (Ber. Dtsch. chem. Ges. Jg. 38. p. 861—866. Ref.: Chem. Zentralbl. Jg. 76. 1905. I. p. 900 f.)
13. Czapek, F., Der Stickstoff im Stoffwechsel der Pflanze. (Ergebn. d. Physiol. Jg. 2. 1903. p. 639—672.)
14. — Biochemie der Pflanzen. 1905. Bd. 2.
15. Ellram, W., Über mikrochemischen Nachweis von Nitraten in Pflanzen. (Sitzungsber. d. Naturf. Ges. b. d. Univ. Jurjeff (Dorpat). Bd. XI. 1895. p. 105—116.)
16. — Ein Beitrag zur Histochemie verholzter Membranen. (Ebenda. p. 117—121.)
17. Emich, F., Lehrbuch der Mikrochemie. Wiesbaden 1911.
18. Fluri, M., Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. Bd. 99. 1909.)
19. Frank, A. B., Über Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in der Pflanze. (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. V. 1887. p. 472—487.)
20. — Untersuchungen über die Ernährung der Pflanze mit Stickstoff und über den Kreislauf derselben in der Landwirtschaft. Berlin 1888.
21. Giustiniani, E., Über einige Bestandteile der Nesseln. (Gaz. chim. ital. 26. 1—7. Ref.: Chem. Zentralbl. 1896. I. p. 930.)
22. Godlewski, E. und Polzeniusz, F., Über die intramolekulare Atmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung. (Extr. d. Bull. de l'Acad. d. Scienc. de Cracovie. 1901. p. 227—276.)
23. Gutbier, A., Die gewichtsanalytische Bestimmung der Salpetersäure mittels „Nitron“ nach M. Busch. (Zeitschr. f. angew. Chem. 18. p. 494—499. Ref.: Chem. Zentralbl. Jg. 76. 1905. I. p. 1274.)
24. Houtermans, E., Über angebliche Beziehungen zwischen der Salpetersäureassimilation und der Manganabscheidung in der Pflanze. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. CXXI. Abt. 1. 1912.)
25. Kny, L., Über den Ort der Nährstoff-Aufnahme durch die Wurzel. (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. XVI. 1898. p. 216—236.)
26. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. (Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XIX. 1906. p. 409—452.)
27. Marloth, R., Zur Bedeutung der Salz abscheidenden Drüsen der Tamariscineen. (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. V. 1887. p. 319—324.)
28. Molisch, H., Über den mikrochemischen Nachweis von Nitraten und Nitriten in der Pflanze mittelst Diphenylamin oder Brucin. (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. I. 1883. p. 150—155.)
29. — Über einige Beziehungen zwischen anorganischen Stickstoffsalzen und der Pflanze. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1887.)
30. — Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901.

31. Molisch, H., Das Hervorspringen von Wassertropfen aus der Blattspitze von *Colocasia nymphaefolia* Kth. (*Caladium nymphaefolia* Hort.) (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. XXI. 1903. p. 381—390.)
32. Schimper, A. F. W., Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. (Flora. 1890. p. 207—261.)
33. Schmidt, J., u. Lumpp, H., Über eine neue, sehr empfindliche Farbenreaktion zum Nachweis von Salpetersäure und Nitraten. (Ber. Dtsch. chem. Ges. Jg. 43. 1910. p. 794—797.)
34. Schroeder van der Kolk, J. L. C., Eine Bemerkung zu der Mitteilung von R. Brauns „Eine mikrochemische Reaktion auf Salpetersäure." (N. Jahrb. f. Mineral. Jg. 1897. Bd. I. p. 219.)
35. Timpe, H., Beiträge zur Kenntnis der Panaschierung. Diss. Erlangen 1900.
36. Tjaden Modderman, R. S., Kommen Nitrite normal in Pflanzen vor? (Maandbl. vor natuurwetensch., 14. 91—97. Ref.: Chem. Zentralbl. 1888. I. p. 377.)
37. Treboux, O., Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze. Vorl. Mitt. (Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. XXII. 1904. p. 570—572.)
38. Visser, H. L., „Nitron" als mikrochemisches Reagens. (Chemisch Weekblad, 3. 743—746. Ref.: Chem. Zentralbl. Jg. 1907. I. p. 302.)
39. Weehuizen, F., Over Salpetrigzuur in *Erythrina* L. (Salpetrige Säure in *Erythrina* L.) (Pharm. Weekbl. 1908. p. 1229—1232. Ref.: Bot. Zentralbl. Jg. 30. 1909. II. p. 46 f.)
40. Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

# Figurenerklärung.

## Tafel I.

Fig. 1. Cinchonaminnitrat. Vergr. 332.

Fig. 2. *Begonia manicata*, Stengel quer, Grundgewebszellen. Bildung von Nitronoxalat. Die Nitratkristalle sind nicht gezeichnet. Vergr. 180.

Fig. 3. Das gleiche in einem späteren Stadium. Vergr. 180.

Fig. 4. *Begonia manicata*, älteres Präparat mit Kristallen von Nitronnitrat. Die Oxalatkristalle sind bereits aufgelöst. Vergr. 180.

Fig. 5. Nitronnitrat (photogr. von Dr. Vouk). Vergr. 180.

Fig. 6. Nitronoxalat. Vergr. 180.

Fig. 7. Das gleiche nach dem Umkristallisieren auf dem Objektträger. Vergr. 48.

## Tafel II.

In sämtlichen Figuren ist die Fällung des Nitrates mit 10% Nitron in 5prozentiger Essigsäure dargestellt. Die Zeichnungen sind etwas schematisiert.

Fig. 8. *Ballota nigra*, Vegetationskegel längs. Vergr. 48.

Fig. 9. *Bryonia dioica*, Blattstiel längs. Vergr. 30.

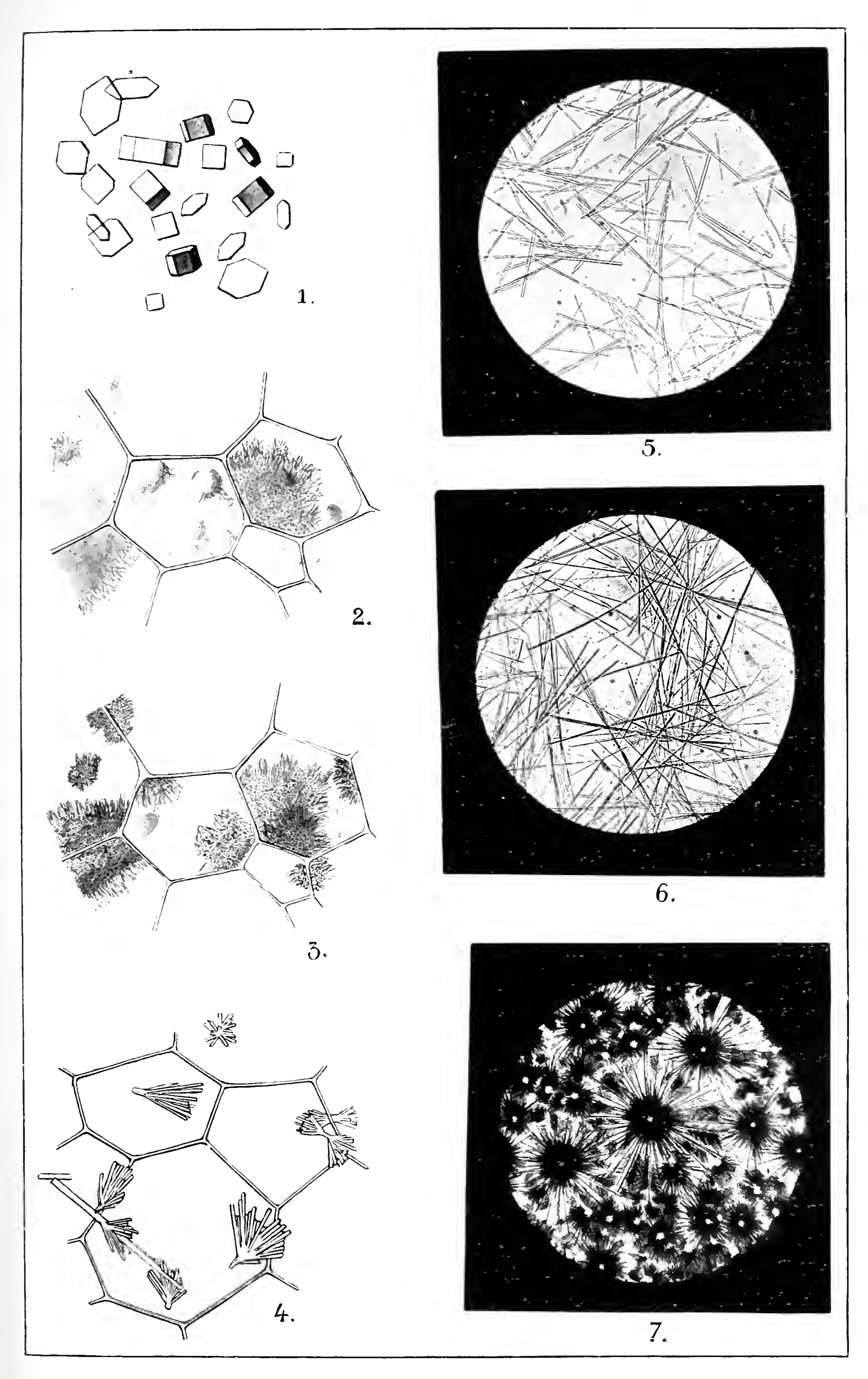
Fig. 10. *Lupinus albus*, Hypokotyl längs. Vergr. 10.

Fig. 11. *Iris germanica*, Wurzelstock (*rh*) quer u. Wurzel (*w*) längs. Vergr. 10.

Fig. 12. *Tradescantia guianensis*, Stengel längs. Vergr. 48.

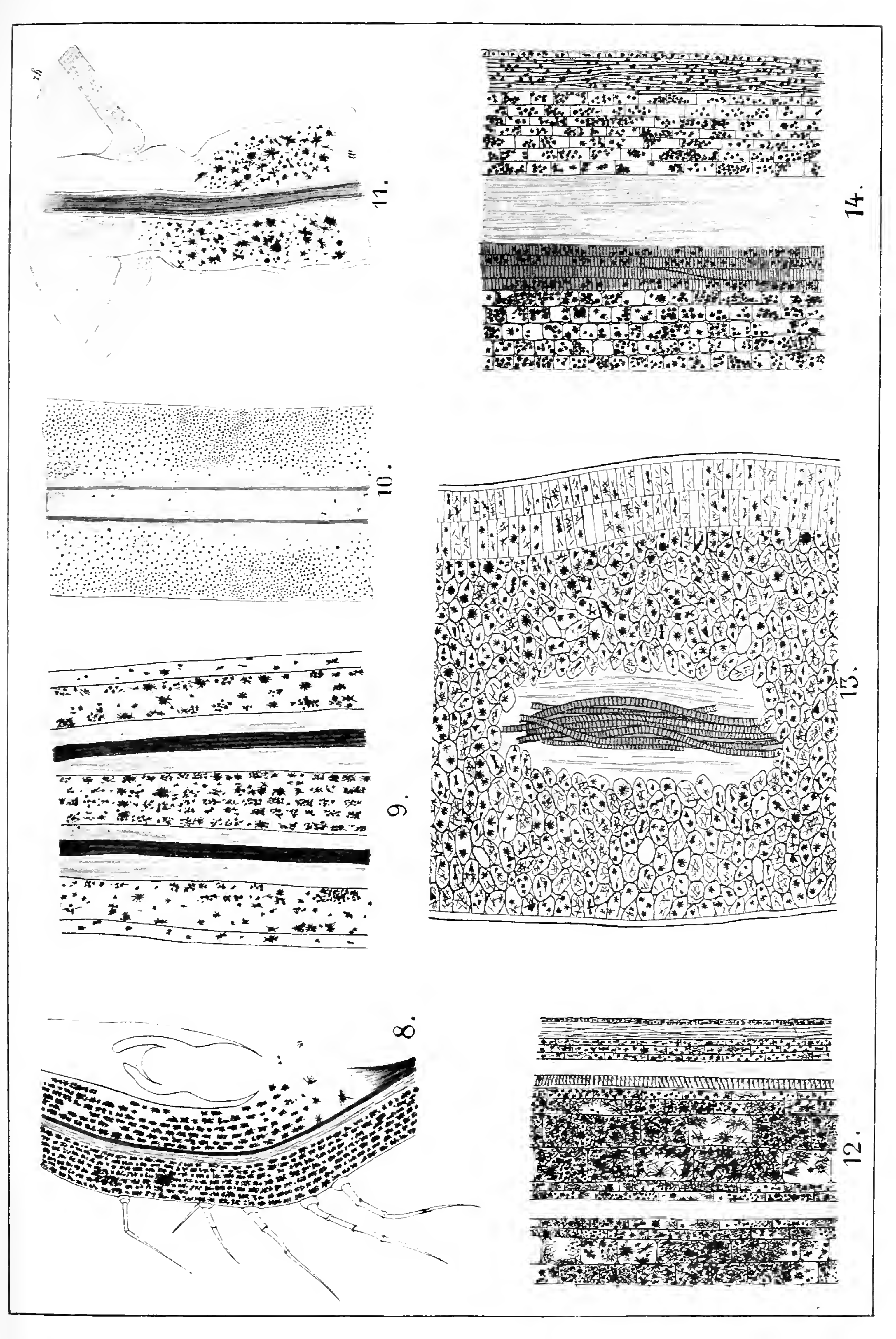
Fig. 13. *Cucurbita Pepo*, Kotyledo quer. Vergr. 51.

Fig. 14. *Sambucus nigra*, Zweig längs. Vergr. 48.




*Richard Klein fec.* *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*






*Richard Klein fec.* *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

## Band XXX.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. August 1913.

# Inhalt.



Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

# Beitrag zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls.

Von

**Julius Stoklasa, Johann Šebor** und **Emanuel Senft.**

Mit Tafel III bis XII.

(Aus der chem.-physiol. Versuchsstation an der k. k. böhm. techn. Hochschule, Prag.)

Es ist fast schon 100 Jahre her (1817), als Pelletier und Caventou allen im alkoholischen Blätterauszuge vorhandenen Pigmenten den Namen „Chlorophyll" beilegten, welche Benennung sich ausschließlich auf den grünen Blattfarbstoff bezog.

Seit dieser Zeit wurden zwar auf diesem Gebiete sehr viele Arbeiten ausgeführt, doch die chemische Zusammensetzung dieses kompliziert gebauten Blattfarbstoffes hat man bisher noch nicht völlig erforscht.

In den letzten Jahren waren es namentlich die grundlegenden Arbeiten Marchlewskis[1]), Willstätters[2]) sowie seiner Schüler

[1]) L. Marchlewski u. P. Kozniewski, Zur Kenntnis des Chlorophylls. (Biochemische Zeitschrift 3, 302 [1906].)
L. Marchlewski, Über Herrn Tswetts histor. Chlorophyllforschungen und seine Chlorophylline. (Ber. d. d. bot. Ges. 25, 225 [1907].)
L. Marchlewski, Ein weiterer Beweis der chem. Verwandtschaft des Chlorophylls und Blutfarbstoffes. (Biochem. Zeitschrift 3, 320 [1907].)
L. Marchlewski, Zur Phylloxanthinfrage. (Ebenda 7, 282 [1907].)
L. Marchlewski und St. Mostowski, Zur Kenntnis des Blutfarbstoffes VII. (Zeitschr. f. physiol. Chemie 51, 464 [1907].)
L. Marchlewski und J. Rettinger, Zur Kenntnis des Blutfarbstoffes VIII. (Ebenda 54, p. 151 [1907].)
L. Marchlewski, Studien in der Chlorophyllgruppe I, L. Hildt, L. Marchlewski und J. Robel, Über die Einwirkung von Säuren auf Chlorophylle. (Biochem. Zeitschrift 10, 131 [1908].)
L. Marchlewski und J. Rettinger, Zur Kenntnis des Hämopyrrols. (Biochem. Zeitschr. 10, 437 [1908].)
L. Marchlewski II., Über die Umwandlung des Phyllotaonins in Phytorhodine. (Ebenda 472 [1908].)
L. Marchlewski, Zur Chemie des Blutfarbstoffes IX. (Zeitschr. f. physiol. Chemie 56, 316 [1908].)
L. Hildt, L. Marchlewski u. J. Robel, Über die Umwandlung des Chlorophylls unter dem Einfluß von Säuren. (Extr. du Bull. Acad. des Sci. de Cracovie. Avril 1908.)
T. Kozniewski u. L. Marchlewski, On the Conversion of Phyllotaonine into Phytorhodine. (Ebenda. April 1908.)
L. Marchlewski III, Eine neue Abbaumethode in der Chlorophyllchemie. (Biochem. Zeitschr. 16, 3 [1909].)
H. Malarski u. L. Marchlewski IV, Über Zinkchlorophylle und Zinkphyllotaonine. (Ebenda 21, 523 [1909].)

**(Fortsetzung der Fußnote [1]) sowie Fußnote [2]) siehe nächste Seite.)**

und Tswetts[3]), die in der Chlorophyllchemie eine neue Phase eingeleitet haben. Durch diese Arbeiten, welche den chemischen

L. Barabsz u. L. Marchlewski V, Der endgültige Beweis der Identität des Chlorophyllpyrrols und Hämopyrrols. (Ebenda 548 [1909].)
Z. Leyko u. L. Marchlewski, Zur Kenntnis des Hämopyrrols II. (Ebenda 22, 464 [1909].)
L. Marchlewski, Die Chemie der Chlorophylle. Braunschweig 1909.
H. Malarski u. L. Marchlewski IV, Bestimmung des Chlorophylls in Pflanzenteilen. (Biochem. Zeitschr. 24, 319 [1910].)
H. Malarski u. L. Marchlewski VII, Über Chlorophyllan, Allochlorophyllan und Chlorophyllpyrrol. (Ebenda 27, 246 [1910].)
H. Malarski u. L. Marchlewski VIII, Über die Bildung des Phyllotaonins aus Chlorophyllan. (Ebenda 28, 48 [1910].)

[2]) R. Willstätter u. W. Mieg, Untersuchungen über Chlorophyll I. Über eine Methode der Trennung und Bestimmung von Chlorophyllderivaten. (Liebigs Annalen 350, I [1906].)
R. Willstätter II, Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. (Ebenda 48 [1906].)
R. Willstätter III u. F. Hocheder, Über die Einwirkung von Säuren und Alkalien auf Chlorophyll. (Ebenda 354, 205 [1907].)
R. Willstätter IV u. W. Mieg, Über die gelben Begleiter des Chlorophylls. (Ebenda 355, I [1907].)
R. Willstätter V u. A. Pfannenstiel, Über Rhodophyllin. (Ebenda 358, 205 [1907].)
R. Willstätter VI u. M. Benz, Über kristallisiertes Chlorophyll. (Ebenda 269 [1907].)
R. Willstätter VII, F. Hocheder u. E. Hug, Vergleichende Untersuchung des Chlorophylls verschiedener Pflanzen. (Ebenda 371, I [1909].)
R. Willstätter VIII u. H. Fritzsche, Über den Abbau von Chlorophyll durch Alkalien. (Ebenda 33 [1909].)
R. Willstätter IX u. Yas. Asahina, Oxydation der Chlorophyllderivate. (Ebenda 373, 227 [1910].)
R. Willstätter u. H. H. Escher, Über den Farbstoff der Tomate. (Zeitschr. f. physiol. Chemie 64, 47 [1910].)
R. Willstätter, Chlorophyll und seine wichtigsten Abbauprodukte. (Handbuch der Biochem. Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. Abderhalden 2, 2. Hälfte, 671 [1910].)
R. Willstätter u. A. Oppé, Vergleichende Untersuchung des Chlorophylls verschiedener Pflanzen. II. (Liebigs Annal. 1910, 378. I.)
R. Willstätter u. A. Stoll, Über Chlorophyllase. (Ebenda S. 18.)
R. Willstätter, E. W. Mayer u. E. Hüni, Über Phytol I. (Ebenda S. 73.)
R. Willstätter u. A. Stoll, Spaltung und Bildung von Chlorophyll. (Ebenda 380, 148 [1911].)
R. Willstätter u. M. Isler, Vergleichende Untersuchung des Chlorophylls verschiedener Pflanzen. III. (Ebenda 154.)
R. Willstätter u. E. Hug, Isolierung des Chlorophylls. (Ebenda 177.)
R. Willstätter u. M. Utzinger, Über die ersten Umwandlungen des Chlorophylls. (Ebenda 382, 129 [1911].)
R. Willstätter, A. Stoll u. M. Utzinger, Absorptionsspectra der Komponenten und ersten Derivate des Chlorophylls. (Ebenda 385, 156 [1911].)
R. Willstätter u. Yasuhiko Asahina, Über die Reduktion der Chlorophylle. I.

[3]) M. Tswett, Über das Pigment des herbstlich vergilbten Laubes. (Ber. d. d. bot. Ges. 94 [1908].)
M. Tswett, Ist der Phosphor an dem Aufbau der Chlorophylline beteiligt? (Ebenda 214 [1908].)
M. Tswett, Über das Phäophytin und die Chlorophyllane nebst Schlußbemerkungen über das Phylloxanthin. (Biochem. Zeitschr. 10, 404 [1908].)
M. Tswett, Natur des sogen. „kristallisierbaren Chlorophylls" (Metachlorophyllins). (Ebenda 414 [1908].)
M. Tswett, Das neue System der sogen. Chlorophyllderivate. (Ebenda 426 [1908].)

Charakter des Chlorophylls eingehend behandelten, wurden auch tatsächlich unsere Kenntnisse in dieser Frage wesentlich bereichert.[1])

Tswett[2]) hat sich über Willstätters sogenanntes „krystallisierbares“ Chlorophyll in nachstehendsr Weise geäußert:

„Das sogenannte „krystallisierbare Chlorophyll“ ($\alpha$-Metachlorophyllin) ist keine natürliche Komponente des Chlorophylls, sondern ein Kunstprodukt, welches bei der langsamen Extraktion der Blätter vieler Pflanzen unter Einwirkung noch unbekannter Faktoren des Zellchemismus aus den genuinen Chlorophyllinen entsteht. Momentan hergestellte, also unveränderte Chlorophyllauszüge sind stets frei von genanntem Derivat. In seinem Spektrum vereinigt dasselbe die Absorptionsbänder der Chlorophylline $\alpha$ und $\beta$ und ist also als ein Sammelderivat dieser genuinen Farbstoffe zu betrachten.“

Den gleichen Standpunkt wie Tswett vertraten auch wir, nachdem die ersten Arbeiten Willstätters erschienen sind. Unsere Untersuchungsergebnisse divergieren, wie bekannt, mit jenen von Willstätter und seiner Schüler in manchen Richtungen.

Willstätter mit seinen Mitarbeitern behauptet, daß für krystallisierte und amorphe Chlorophylle ein Magnesiumgehalt charakteristisch ist und daß das Chlorophyll überhaupt phosphorfrei ist. Im Lichte seiner Forschungsresultate scheint bewiesen zu sein, daß Chlorophylle, wie sie durch Extraktion mit Alkohol oder anderen indifferenten Stoffen erhalten werden, niemals phosphorhaltig sind.

Auf Grund unserer Untersuchungen können wir uns jedoch dieser Ansicht nicht anschließen, vielmehr sind wir der Überzeugung, daß das Chlorophyll, wie es in der Pflanzenzelle vorkommt, niemals phosphorfrei ist. Es liegt uns aber fern, dadurch etwa die großen Verdienste, die sich Willstätter erworben hat, herabzusetzen, sondern wir wollen bloß bemerken, daß durch die Untersuchungen von Willstätter und seinen Mitarbeitern keineswegs der chemische Charakter des Chlorophylls vollständig klargelegt wurde, wie man allgemein annimmt.

Wir sind gemäß unseren Untersuchungsergebnissen fest überzeugt, daß das in der Pflanzenzelle vorkommende Chlorophyll, welches ein komplizierter organischer Körper ist mit dem Kunstprodukt, nämlich mit dem kristallisierten Chlorophyll, woselbst bloß Magnesium komplex gebunden vorkommt, nicht identisch ist. Das krystallisierte Willstättersche Chlorophyll hat mit dem natürlichen in der Pflanzenzelle vorkommenden nichts Gemeinschaftliches. Den chemischen Charakter der Krystalle vom Chlorophyll, welche

[1]) Ich will hier den ganzen Extrakt dieser Arbeiten nicht rekapitulieren, sondern verweise bloß auf die geistreichen Besprechungen Friedrich Czapeks in der Zeitschrift für Botanik. 1911. p. 43; 1912, p. 321.

[2]) Tswett, M., Über die Natur des sogenannten „krystallisierbaren Chlorophylls“ (Metachlorophyllins). (Biochemische Zeitschrift X, 1908.)

sich nach der Methode von Borodin und Monteverde darstellen lassen, werden wir in der nächsten Abhandlung ausführlich besprechen.

Unsere langjährigen Studien dokumentieren, daß die von Stoklasa schon früher ausgesprochene Ansicht, daß dem Phosphor bei dem Aufbaue des Chlorophylls eine wichtige Rolle zukommt, durch die Arbeiten Willstätters nicht endgültig widerlegt wurde, wie manche Physiologen angenommen haben.

Wir können an dieser Stelle nicht unterlassen, auch unsere schon früheren Mitarbeiter, sofern uns dieselben ihre Unterstützung bei der Ausführung dieser Arbeiten angedeihen ließen, hier zu erwähnen. Es sind dies namentlich die Herren Prof. Dr. Brdlík, Dozent Dr. Just und Adjunkt Dr. Ernest, sämtliche an der k. k. böhmischen techn. Hochschule in Prag, ferner Eugen Vitek, Vorstand der Samenkontrollstation des Landeskulturrates für das Königreich Böhmen, und Prof. Dr. Zelenka in Chrudim.

Die vorliegende Arbeit zerfällt in folgende Kapitel:

I. Zusammensetzung des Rohchlorophylls.
II. Chemische Zusammensetzung der im Handel vorkommenden Chlorophyllpräparate.
III. Mikrochemische Untersuchung des im Handel vorkommenden Chlorophylls.
IV. Chemische Zusammensetzung des Chlorophylls aus der Blattsubstanz verschiedenartiger Pflanzen.
V. Über den Einfluß der sich im Minimum befindenden Vegetationsfaktoren, Magnesium und Phosphor, auf die Entwicklung der Vegetation von *Polygonum fagopyrum* und *Zea Mais*.
VI. Resumé.

## I. Zusammensetzung des Rohchlorophylls.

Vor 17 Jahren hat Stoklasa eine ausführliche Arbeit über die Verbreitung und physiologische Bedeutung des Lecithins in der Pflanze[1]) publiziert, in welcher Arbeit er zu dem Resultate gekommen ist, daß Phosphor ein Bestandteil des Chlorophylls ist und daß ohne ihn die Entwicklung desselben, resp. die Entstehung der Chlorophyllkörner als Unmöglichkeit angesehen werden muß; durch seine ausführlichen Untersuchungen ist er zu der festen Überzeugung gekommen, daß das Studium der Chlorophyllfragen mit dem der Phosphatide überhaupt eng verbunden ist. Er ist damals zu der Annahme gelangt, daß das Chlorophyll nichts anderes ist, als Leci-

[1]) Julius Stoklasa, Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie d. Wissenschaften in Wien. 1896. (Über die Verbreitung und physiol. Bedeutung des Lecithins in der Pflanze.)

thin, wobei die fetten Säuren durch eine bestimmte Gruppe von Chlorophyllan-Säuren ersetzt erscheinen.

Seine Forschungen über das Chlorolecithin haben in der neuesten Zeit bei Richard Willstätter[1]) keinen Anklang gefunden und versuchte der genannte Forscher auf Basis seiner eigenen Untersuchungen seine zahlreichen Beobachtungen anzuzweifeln.

Willstätter äußert sich in nachstehender Weise: „Ich habe beobachtet, daß das aus Gras oder aus Brennesseln isolierte Chlorophyll keinen Phosphor enthält oder nur ganz geringfügige Mengen, die von Verunreinigungen herrühren. Aus den Angaben, die der experimentelle Teil enthält, sei hier nur excerpiert:

„Rohchlorophyll aus frischen Brennesseln nach Kraus mit Holzgeist-Benzin gereinigt, enthielt 0,0108 % Phosphor.

Rohchlorophyll aus getrockneten Brennesseln, mittelst der colloidalen Lösung gereinigt, enthielt keinen Phosphor.

Rohchlorophyll aus frischem Gras, nach Kraus gereinigt, enthielt 0,0746 % Phosphor.

Übrigens hatte ich auch bei der Verseifung von 300 g eines, in einer späteren Abhandlung zu beschreibenden phylloxanthinartigen Chlorophyllderivates keine Spur von Glyzerin aufgefunden."

Die Methode zur Konstatierung des Glyzeringehaltes gibt der Autor nicht an, wiewohl Näheres zu erfahren von großem Interesse wäre.

Stoklasa hat die Lecithinnatur des Chlorophylls in der neuesten Zeit weiter verfolgt und gelang es ihm abermals, aus frischen Spinatblättern durch nachstehende Methode ein Reinchlorophyll zu gewinnen, welches ebenfalls reich an Phosphor war. Wir verweisen hier auf Stoklasas Arbeiten in den Berichten der deutschen Botan. Gesellschaft Berlin 1907 und 1908.

75 kg reiner Spinatblätter wurden mit destilliertem Wasser gewaschen, in einer Dunkelkammer in dünnen Schichten auf Filterpapier getrocknet und dann in einer Hackmaschine in einen Brei verwandelt. Dieser Brei wurde zuerst mit Äther gewaschen und hierauf mit 166 l Äthyl-Alkohol in mehreren großen Kolben eine Woche lang in der Dunkelkammer bei gewöhnlicher Temperatur extrahiert. Die Alkoholextrakte wurden im Vakuum bei 40° C. abgedampft, der Verdampfungsrückstand in Alkohol aufgelöst, die Lösung nach G. Kraus[2]) mit Wasser verdünnt und mittels Benzols das sogenannte Kraus'sche Kyanophyll abgeschieden.

Diese Prozedur erfuhr eine dreimalige Wiederholung und hatte den Zweck, womöglich Xantophyll und Karotin in der Alkohollösung abzuscheiden. Endlich wurde der dunkelgrüne Extrakt in Äther aufgelöst und mit Wasser, welchem Chlornatrium zugesetzt wurde, geschüttelt. Auf diese Weise vollzog sich die Absonderung der Ätherschicht von der Wasserschicht sehr leicht. Die reine Ätherlösung wurde abgedampft und mit absolutem Alko-

[1]) Richard Willstätter, Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. (Justus v. Liebigs Annalen der Chemie. Bd. 350. H. 1 u. 2.)

[2]) G. Kraus, Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart 1872.

hol behandelt. Durch Abkühlung sonderte sich aus der Alkohollösung ein kompakter Niederschlag von metallischem Glanze und schwarzgrüner Färbung ab.

Eine gewisse abgetrennte Menge wurde bis zum konstanten Gewichte im Wasserbade getrocknet. Die Trocknung zum konstanten Gewicht vollzieht sich selten in mehreren Tagen, ja manchmal sogar erst in mehreren Wochen.

In einer Portion der so gewonnenen Substanz wurde der Phosphor, in der anderen der Stickstoff bestimmt. Für die Phosphorbestimmung betrug das Gewicht der benützten Menge 0,21 g. Diese wurde mit Natriumkarbonat und Natriumnitrat in einer Platinschale verbrannt, die verkohlte Substanz in ein Gefäß geschüttet und mit Salpetersäure angesäuertem Wasser gekocht. Im reinen Filtrate erfolgte mittels der Molybdänmethode die Bestimmung von Phosphorsäure. An $Mg_2P_2O_7$ wurden 0,022 g gefunden, was 2,91 % Phosphor entspricht. In einem anderen, abgewogenen Quantum, und zwar in 0,403 g wurde der Stickstoff bestimmt und hievon 1,12 % gefunden.

Durch diese präparative Methode hat Stoklasa, wie wohl angenommen werden kann, fast ein Reinchlorophyll erhalten, welches 2,91 % Phosphor enthielt.

Durch eine schon früher durchgeführte Isolierung wurde von ihm ein Reinchlorophyll mit 3,37 % Phosphor erhalten.

Einer von unseren Mitarbeitern, V. Brdlik, hat größere Quantitäten von Chlorophyll dargestellt, indem er 120,5 kg Spinatblätter mit 230 Liter chemisch-reinen Methylalkohols extrahierte.

Frisch gepflückter Spinat wurde gewaschen, getrocknet, d. h. in der Weise, daß das zur Abspülung verwendete Wasser verdunstete, worauf die so getrockneten Blätter in einer emaillierten Mühle zerrieben wurden. Zur Neutralisation der organischen Säuren im Extrakte wurde diesen etwas kohlensaurer Kalk zugesetzt. Der erhaltene alkoholische Extrakt von 188 l, wurde mit 48 l chemisch reinen Benzols ausgeschüttelt. Die Benzolschicht, welche das Chlorophyll aufgenommen hatte (43 l) wurde bei etwa 40° C. abgedampft. Es wurden 65 g Chlorophyll gewonnen. Diese wurden behufs Entfernung der Stoffe, welche beim Ausschütteln aus der Alkoholschicht teilweise in die Benzolschicht gelangten, in Benzol aufgelöst. Der Rückstand wurde nach Abdampfen der Benzollösung direkt verseift, um das Chromophor, wie Hoppe-Seyler es bereits getan hat, abzutrennen. Die Verseifung des Rohchlorophylls erfolgte nach Abdampfen des Benzols durch Kochen mit konzentriertem Barythydrat. Das überschüssige $Ba(OH_2)$ wurde in gebräuchlicher Weise mittels Durchleitens von $CO_2$ herausgefällt und nach der Abkühlung filtriert. Auf dem Filter wurden neben verschiedenen Barytseifen unlösliche Barytsalze der genannten Chlorophyllansäuren festgehalten, welche nach Hoppe-Seyler als Chromogen des Chlorophylls angesehen werden. Das Filtrat wurde abgedampft (mit einigen Tropfen HCl behufs Überführung eventuell vorhandener freier Basen in Chlorhydrate angesäuert), der Rückstand einigemal mit absolutem Alkohol digeriert und auf diese Weise

das Filtrat in eine Partie alkoholischer Lösung und einen nach der alkoholischen Digestion im Wasser löslichen Rückstand geteilt. Ein bloß unbedeutender, Phosphor nicht enthaltender Teil blieb im Wasser unlöslich.

Da der alkoholische Teil Basenreaktionen mit Phosphorwolframsäure, Kaliumplatinjodid, Jodjodkalium lieferte, wurde durch Platinchloridsäure eine Isolation von Aminen versucht. Die Kristalle der zweiten Fraktion, die gewonnen wurden, wiesen einen Geruch nach Trimethylamin auf, während jene der ersten Fraktion bedeutende Mengen von Kalium enthielten. In den Kristallen der zweiten Fraktion wurde das Cholin nachgewiesen. Das durch fraktionierte Kristallisation gewonnene Cholinplatinchlorid ergab beim Verbrennen folgende Resultate:

I. 0,1235 g lieferten 0,03945 g Pt = 31,94 %.
II. 0,1164 g lieferten 0,0374 g Pt = 32,13 %.
III. 0,1962 g lieferten 0,0626 g Pt = 31,9 %.

Cholinplatinchlorid erfordert theoretisch 31,64 % Pt. Da das Präparat auf Versuchstiere keine toxische Wirkung ausübte, enthielt es kein Neurin; auch Betain konnte in dem Präparate nicht nachgewiesen werden.

Der wässerige Anteil. Der nach der alkoholischen Digestion zurückbleibende im Wasser lösliche Rückstand gab einen flockigen Niederschlag mit absolutem Alkohol und trübte sich beim Erwärmen. Durch Erkalten wurde er wieder klar und lieferte mit Bleiacetat abermals Niederschläge. Diese Reaktionen deuteten auf Baryumglyzerinphosphat, welches auch wie folgt, isoliert und identifiziert wurde. Die konzentrierte Lösung wurde mit absolutem Alkohol gefällt, der Niederschlag auf dem Filter gesammelt und nach erfolgter Durchwaschung mit absolutem Alkohol in kühlem Wasser aufgelöst und von neuem mit absolutem Alkohol gefällt. Diese Operation wurde fünfmal wiederholt; der schließlich auf dem Filter gesammelte Niederschlag wurde zum konstanten Gewicht bei 95° getrocknet. Es resultierten 0,212 g Baryumglyzerinphosphat. Ein Teil hievon wurde in einer kleinen Menge Wassers aufgelöst und Schwefelsäure zur Ausscheidung von Baryumsulfat und Bestimmung des Baryums hinzugefügt. Die im Filtrate überschüssige Schwefelsäure wurde mittels Baryumchlorid ausgeschieden, konzentriert und das Glyzerin nach der Methode Zeisel und Fanto[1]) bestimmt. Das überdestillierende Isopropyljodid wurde im Zeiselschen Apparate mittelst Silbernitrats aufgefangen. Das ausgeschiedene Jodsilber wurde bei 120° C getrocknet und gewogen.

Belege:

I. 0,0953 g der Substanz ($BaC_3H_7PO_6 + 2\ H_2O$). 0,0658 g $BaSO_4$ = 0,0387 g = 40,63 % Ba (Theorie 40 %).
0,059 AgJ = 0,0231 $C_3H_8O_3$ = 24,29 % $C_3H_8O_3$ (Theorie 26,78 %).

II. 0,1022 g der Substanz 0,0702 g $BaSO_4$ = 0,0413 g Ba = 40,39 %.
0,0638 g AgJ = 0,025 $C_3H_8O_3$ = 24,26 %.

---

[1]) S. Zeisel und R. Fanto, Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Österreich. p. 729 (1902).

Die verhältnismäßig hohen Ziffern für das Baryum in Hinsicht auf den festgestellten Glyzeringehalt finden ihre Erklärung einesteils in dem unzureichenden quantitativen Verlauf bei der Bestimmung des Glyzerins, andrerseits ist es auch möglich, daß bei der Zersetzung des Baryumglyzerinphosphats mittels Schwefelsäure, behufs Entfernung des Baryums die freigewordene Glyzerinphosphorsäure sich teilweise zersetzt; im Filtrate verdampft dann beim Konzentrieren ein wenn auch unbedeutender Teil des Glyzerins. Glyzerinphosphorsäure findet sich daher auch im Rohchlorophyll vor, wie schon Hoppe-Seyler angedeutet hatte.

Die Bestimmung des Phosphors im Reste der ursprünglichen Benzollösung hatte für diese Versuche keine Bedeutung, da sämtlicher Phosphor, wegen unvollständiger Verseifung dieses Restes, in das Filtrat nicht übergeht (durch Parallelversuche wurde festgestellt, daß etwa 20 % Phosphor zurückbleiben), und deshalb wurde jener Filtratphosphor als Basis weiterer Beobachtungen angesehen. Das nach der Verseifung resultierende Filtrat wurde auf 2000 ccm verdünnt und hievon 50 ccm zur Bestimmung des Gesamtphosphors verwendet. Es wurden 0,0242 g $Mg_2P_2O_7$ = 0,0067 g P gefunden, somit im ganzen Filtrate 0,2691 g Phosphor. Die restlichen 1950 ccm wurden abgedampft, mit absolutem Alkohol digeriert und auf diese Weise, so wie es bei den vorherbeschriebenen Identifikationsarbeiten geschehen ist, in zwei Partien: eine alkoholische und eine wässerige Lösung geteilt.

In der alkoholischen Fraktion sollte die gesamte Menge des Platins in dem Niederschlage der alkoholischen Lösung der Chlorplatinsäure bestimmt werden. Deshalb wurde auf 500 ccm verdünnt, hievon auf die Platinbestimmung 25 ccm abgeteilt, mit Chlorplatinsäure gefällt und 0,451 g Platin gefunden, d. i. in 500 ccm des alkoholischen Teils 9,02 g Platin und umgerechnet auf die ursprüngliche Menge von 2000 ccm des Filtrats 9,25 g Platin, welches also die Basen und das Kalium gebunden hatten.

Während des Experimentierens wurde das Vorhandensein von Kali in dem ausgeschiedenen Niederschlage der alkoholischen Lösung der Chlorplatinsäure konstatiert. Um die an das Kali gebundene Platinmenge festzustellen, wurde wie folgt vorgegangen:

Die restlichen 25 ccm von 500 ccm alkoholischen Digestion wurden mit einer alkoholischen Lösung von Chlorplatinsäure gefällt. Der Niederschlag wurde aufgefangen, gewaschen und die organischen Stoffe in einem Wasserstoffgasstrom verbrannt. Der Rückstand wurde wiederholt mit heißem Wasser ausgelaugt, das Filtrat abgedampft, schließlich der Tiegel in dunkle Rotglut gebracht und das Chlorkalium gewogen.

Belege:

In 25 ccm wurden 0,0165 g KCl = 0,00865 g K gefunden oder in 500 ccm alkoholischer Digestion 0,173 g K.

In 2000 ccm des ursprünglichen Filtrats also 0,179 g K, welche 0,445 g Platin gebunden hatten.

Es betrug somit das Gesamtgewicht des ursprünglichen

| | |
|---|---|
| Platins | 9,250 g |
| Platins gebunden an Kali | 0,445 g |
| Verblieb somit an Basen gebundenen Platins | 8,805 g Pt. |

Der wässerige Anteil. Nach alkoholischer Digestion wurde der Rückstand im Wasser aufgelöst, ein kleiner, nicht löslicher Teil auf dem Filter festgehalten und mit Salpeter und Soda behufs Feststellung des Phosphors verbrannt, wobei gefunden wurde, daß Phosphor in der unlöslichen Partie nicht vorhanden ist.

Das wässerige Filtrat des phosphorhaltigen Rückstandes verdünnte man demnach auf 250 ccm, hievon wurden 25 ccm für die neuerliche Bestimmung des Phosphors nach der alkoholischen Digestion abgetrennt, um zu kontrollieren, ob ein Teil des Phosphors nicht in die alkoholische Fraktion übergegangen sei. Das war tatsächlich auch der Fall, und zwar wurden in 25 ccm : 0,0434 g $Mg_2P_2O_7$ = 0,0121 g P gefunden, somit berechnet auf das Gesamtfiltrat:

| | |
|---|---|
| von 250 ccm | 0,1210 g P |
| wobei jedoch vorhanden sein sollten | 0.2624 g P |
| | 0,1414 g P |

welch letztere daher in die alkoholische Digestion übergegangen sind, d. i. 54,01 %, also über die Hälfte.

Darauf kam man leider erst dann, als das Filtrat nach der Ausscheidung des Cholins aus der alkoholischen Fraktion durch Platinchlorid bereits anderweitig verarbeitet war, so daß es zu einem Versuche nicht mehr kommen konnte, wodurch sichergestellt werden sollte, ob der Phosphor in einer organischen alkohol-löslichen Verbindung vorhanden war. Anorganischer Phosphor würde in dem Baryumniederschlage gleich nach der Verseifung zurückgeblieben sein.

Die nächste Erklärung wäre gewesen, ob nicht vielleicht beim Abdampfen des Filtrats nach der Verseifung, als etliche Tropfen Salzsäure zur Überführung der freien Cholinbase im Chlorhydrat hinzugetan wurden, der Überschuß an Salzsäure die Zersetzung eines Teiles des Baryumglyzerinphosphates in freie, allerdings in alkohollösliche Glyzerinphosphorsäure verschuldet hat, welch letztere sich eventuell an das, wie nachgewiesen, vorhandene Kali hätte binden und als ebenfalls in Alkohol lösliche glyzerinphosphorsaures Kali in diesen alkoholischen Teil hätte übergehen können.

Diese Umstände hätte ein Überschuß von Salzsäure verschulden müssen, von welcher jedoch, wie oben angeführt, bloß etliche Tropfen hinzugefügt wurden, und dann hätte ein bedeutender Überschuß derselben vorhanden sein müssen, um mehr als die Hälfte des gesamten Glyzerinphosphates frei zu machen.

Es erübrigt noch die Möglichkeit zu erwähnen, daß vielleicht jener Phosphor sich schon als Kaliumglyzerinphosphat im Filtrate nach der Verseifung befunden habe, wiewohl es nicht gut denkbar ist, daß dasselbe der Wirkung des Barythydrats beim Kochen widerstanden hätte.

## Die Trennung mit Aceton.

Das Rohchlorophyll löste sich im Aceton sehr leicht; dagegen waren die Lecithine in diesem Agens nur sehr wenig löslich, so daß man sich des Acetons zur Ausscheidung der Phosphatide aus ihren alkoholischen Lösungen bediente. Brdlik hat versuchsweise in Lecithinpräparaten sichergestellt, daß die Lecithine im Aceton nicht ganz unlöslich sind, wie die Literatur hie und da angibt. Es wurde von ihm dagegen gefunden, daß z. B. nach 2 Minuten langer Digestion 7 % Lecithin in das Aceton übergegangen sind; nach dem Schütteln übergingen nach weiteren 10 Minuten 13,4 % und nach einer weiteren Stunde 22,5 %. Nach dreitägiger Digestion bestimmte er abermals den Phosphor. Es waren 27,5 % Lecithinphosphor in die Acetondigestion, zusammen sind also 70,4 % des Gesamtlecithins nach dreitägiger Digestion in Aceton übergegangen.

Belege:

100 ccm alkoholischer Lösung von bekanntem Lecithingehalte, entsprechend 0,01834 g P wurden abgedampft und mit Aceton digeriert. Es übergingen:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Nach 2 Minuten . . . . | 0,0048 $Mg_2P_2O_7$ | = 0,0013 P = | 7,0 % |
| Nach weiteren 10 Minuten | 0,0089 $Mg_2P_2O_7$ | = 0,00240 P = | 13,4 % |
| Nach einer weiteren Stunde | 0,0149 $Mg_2P_2O_7$ | = 0,00414 P = | 22,5 % |
| Nach weiteren 3 Tagen | 0,0182 $Mg_2P_2O_7$ | = 0,00506 P = | 27,5 % |
| | | insgesamt | 70,5 % |

Der Chlorophyllrückstand löste sich ungemein leicht in Aceton, d. h. selbst bei Bereitung einer konzentrierten Lösung (1 g des Rückstandes von Epheurohchlorophyll in 50 ccm) ist in einer Minute alles in Lösung übergegangen. Um sicherzustellen, ob vielleicht bei Gegenwart des Chlorophylls nicht irgend eine Adsorption der farblosen Lecithine durch das Chlorophyll erfolgte, mengte Brdlik (vor dem Abdampfen) die Lecithine zu dem Letzteren. Hierauf wurde mit Aceton digeriert, bis sich die neuen Partien desselben nicht mehr färbten (dreimal während einer Minute), und in dieser acetonischen Digestion der Phosphor bestimmt.

Belege:

350 ccm alkoholischen Chlorophylls, welche 0,00545 g Phosphor entsprechen, wurden 50 ccm alkoholischer Lecithinlösung hinzugefügt, entsprechend 0,0917 g Phosphor; dieses Gemenge wurde abgedampft und mit Aceton digeriert.

Die acetonigen Partien wurden abgedampft und der Phosphor bestimmt. Es wurden 0,0462 g $Mg_2P_2O_7$ abgewogen, d. i. 0,0128 g Phosphor. Zieht man den Chlorophyllphosphor (0,0128—0,0054) ab, so bleiben aufs Lecithin 0,0074 g Phosphor übrig, d. h. es sind somit 8,1 % farblosen Lecithins in das Chlorophyll übergegangen. Berücksichtigt man aber die Summe des Chlorophyll- und Lecithinphosphors in dem Gemenge vor der acetonischen Digestion, d. i. 0,0971 g P und den in das Aceton übergegangenen Phosphor, d. h. 0,0128 g, so findet man, daß von demselben bloß

13,3 % übergegangen sind, d. i. eine Abnahme im acetonigen Teile von 86,7 % P. Wenn man jedoch diese Chlorophyllrückstände mit Aceton digeriert, findet man, daß der Phosphor im Acetonteil nicht abnahm, sondern im Gegenteil prozentuell auf die Trockensubstanz zugenommen hat.

Bei 30° C wurden sodann 500 ccm Chlorophyllbenzollösung abgedampft, der Rückstand fünfmal im Laufe von 24 Stunden digeriert (die Digestionswässer wurden zu jenen hinzugefügt, in welchen das Phytin bestimmt wurde). Diese Wässer waren nur schwach gelb verfärbt. Der Rückstand wurde in absolutem Äthylalkohol aufgelöst und diese Lösung mit Benzol ausgeschüttelt.

Die benzolige Partie wurde bei 30° C abgedampft und mittels Acetons digeriert, die zweite acetonige Partie, welche nur wenig grün verfärbt war, wurde nicht zu der Hauptpartie hinzugefügt. Die acetonige Hauptpartie wurde abgedampft und im Rückstande der Phosphor bestimmt.

Belege:

I. 1,129 g Rohchlorophylls. Abgewogen 0,0163 g $Mg_2P_2O_7$ = 0,0045 g P, d. i. 0,4 % P.

Der Phosphorgehalt stieg durch diese Operation von 0,31 % in der ursprünglichen benzoligen Lösung auf 0,4 %, d. i. fast um ein Drittel. Man darf allerdings nicht übersehen, daß man durch die Lösung in Aceton zwar andern Reinigungsoperationen zuvorgekommen ist, durch welche verschiedene Verunreinigungen beseitigt werden, keineswegs aber das farblose Lecithin entfernt wird, und daß durch die Verringerung der Qualität des Rückstandes der Phosphorgehalt relativ gestiegen ist. Deshalb wurden nachstehende Parallelversuche ausgeführt:

Es wurde bei 30° C je 1 Liter benzoliger Lösung abgedampft. Der Rückstand wurde in einem Falle neuerdings mit Benzol gelöst, im zweiten mit Aceton digeriert und in beiden Fällen der Phosphor bestimmt.

Belege:

I. 5,736 g des Benzolrückstandes.
Abgewogen 0,07 g $Mg_2P_2P_7$ = 0,0195 g P, d. i. 0,33 % P.

II. 5,710 g des Acetonrückstandes.
Abgewogen 0,0636 g $Mg_2P_2O_7$ = 0,0177 g P, d. i. 0,31 % P.

Dieses unbedeutende Sinken des Phosphorgehaltes im Acetonrückstande kann keinerlei Einfluß auf die Deduktion über die Abwesenheit der farblosen Lecithine haben, nachdem vom Lecithinphosphor bei so kurzer Digestion mit Aceton 7 % übergingen, während aus den angeführten Belegen klar ist, daß vom Phosphor des Rohchlorophylls 94 % in die Acetonlösung übergegangen sind. Mit Rücksicht auf diese Beweise über die Abwesenheit der farblosen Lecithine ist die Erkenntnis interessant, zu der Just gelangt ist, nämlich, daß die ursprünglichen alkoholischen Extrakte der grünen Blätter eine Reaktion mit alkoholischen Lösungen von

Chlorplatinsäure gaben, während die alkoholische Lösung des gereinigten Rohchlorophylls (die ursprüngliche alkoholische Lösung wurde mit Benzol ausgeschüttelt, die benzolige Partie abgedampft und in absolutem Alkohol gelöst) diese Reaktion nicht mehr lieferte. Die also eventl. vorhandenen farblosen Lecithine würden demnach aus den alkoholischen Extrakten in den benzoligen Anteil nicht übergehen.

Nachdem sich nach Brdliks Ansicht physiologisch nachweisen läßt, daß eine bestimmte Beziehung zwischen der Bildung des Chlorophylls und der Gegenwart des Phosphors in der Pflanzenzelle besteht; da sich ferner der Phosphor immer im alkoholischen, eventuell im benzoligen Extrakte der grünen Blätter, und zwar in nicht unbedeutenden Mengen vorfindet und er weder den anorganischen, phosphorhaltigen Beimengungen, noch auch den farblosen Phosphatiden angehört, so kann daraus geschlossen werden, daß der Phosphor einen wichtigen Bestandteil des Chlorophylls bildet.

In unserer vorliegenden Arbeit wollen wir den Nachweis liefern, daß die Behauptung Willstätter's, welche dahin geht, daß sowohl Rohchlorophyll, als auch Reinchlorophyll keinen nennenswerten Phosphorgehalt aufweisen, unrichtig, sowie die von ihm diesbezüglich angegebenen Ziffern, die sich in Hundertsteln von Prozenten bewegen, vollständig fehlgegriffen sind. Wir vermögen uns schwer zu erklären, wie Willstätter vorgegangen ist, um in dem analytischen Teile seiner Untersuchungen zu einem so zweifelhaften Resultate zu gelangen.

Wir wollen hier zuerst die Beschreibung des experimentellen Teiles bei der Herstellung des Alkohol- und Benzol-Extraktes aus der Blattsubstanz verschiedener Pflanzen geben.

Zu unseren Untersuchungen wurde immer frisches, grünes Material im Gewichte von 2—5 kg von verschiedenartigen Pflanzen verwendet. Die Blätter wurden abgetrennt, dann mit destilliertem Wasser gewaschen und in der Dunkelkammer auf Filtrierpapier in dünnen Schichten getrocknet. Die so vorbereiteten Blätter wurden in einer Hackmaschine in einen Brei verwandelt und in einem abgewogenen Quantum des Gesamtbreis die Trockensubstanz bestimmt. Die Menge der Trockensubstanz bewegte sich zwischen 10—25 %. Aus der so erhaltenen breiigen Masse wurde in großen Kolben mittels doppelten Volumens, d. i. 4—10 Litern, Äthyl- oder Methyl-Alkohol in einer Dunkelkammer das Chlorophyll extrahiert. Nach 3—8 Tagen wurde der Alkoholextrakt durch Filtration von dem Blätterbrei entfernt und dann entweder direkt in dem Methyl- oder Äthylalkoholfiltrat der Phosphor bestimmt.

Wir haben auch die Reinigung des Chlorophylls nach dem Entmischungsverfahren von Kraus vorgenommen und zwar in der Weise, daß wir zu dem oben erwähnten Äthyl- oder Methylalkohol-Extrakte Wasser zusetzten, mit Benzol gut durchschüttelten und das Chlorophyll ausschieden. Diese Operation wurde mehreremal wiederholt, um das Chlorophyll von dem Karotin möglichst zu befreien.

Die Alkohol- oder Benzol-Extrakte wurden in einer Platinschale langsam abgedampft, zum konstanten Gewichte im Wasserbade getrocknet, dann mit Natriumkarbonat und Natriumnitrat in derselben Schale verbrannt und die Phosphorsäure nach der Molybdänmethode bestimmt. Richtunggebend für unsere Untersuchungen war in erster Linie der Gedanke, ob und welche Veränderungen mit dem Phosphorgehalt des Chlorophylls in den Blättern der Pflanzen in den verschiedenen Jahreszeiten vor sich gehen, und zwar hielten wir uns die Frage vor Augen, ob das Chlorophyll in den Perioden der vollen, grünen Frische der Blätter (etwa in den Monaten Mai, Juni und Juli) einen gleichen oder veränderten Phosphorgehalt aufweist, wie in den Perioden des sichtbaren vegetativen Verfalls, d. i. in den Monaten September und Oktober, zur Zeit des Vergilbens des Laubes.

Als Untersuchungs- und Vergleichungsobjekte wählten wir Blätter von Waldahorn (*Acer pseudoplatanus*). Selbstverständlich haben wir die Blätter stets von denselben Bäumen und immer vollkommen frische zu den einschlägigen Untersuchungen genommen.

Die Bestimmung des Phosphorgehaltes erfolgte stets in den Benzolextrakten, welche durch Reinigung nach dem Entmischungsverfahren gewonnen wurden.

Bemerken müssen wir noch, daß wir immer unter denselben Verhältnissen gearbeitet haben. Auf 2,5 kg frischer Blättersubstanz wurden 5 Liter Methylalkohol benützt. Die Extraktion dauerte 5 Tage und dann wurde immer dieselbe Menge Benzol und zwar $1^1/_2$ Liter für das Entmischungsverfahren verwendet. Die folgenden Zahlen geben das Resultat unserer Untersuchungen in übersichtlicher Weise wieder:

Tabelle I.

| Monat der Beobachtung | Trockengewicht d. Benzolextrakte in g | Gefundene Menge $Mg_2P_2O_7$ in g | P in % d. Trockengew. d. Extrakte |
|---|---|---|---|
| Am 20. Mai | 1,043 | 0,036 | 0,959 |
| Am 15. Juni | 0,963 | 0,038 | 1,097 |
| Am 8. Juli | 1,005 | 0,049 | 1,355 |
| Am 20. August | 1,186 | 0,026 | 0,609 |
| Am 11. September | 0,925 | 0,009 | 0,270 |
| Am 16. Oktober | 0,932 | 0,002 | 0,059 |

Aus diesen Zahlen ist ersichtlich, daß im Monate Juli der Phosphorgehalt der größte war und zwar bezifferte sich derselbe auf 1,353 %, in den Monaten Mai und Juni auf ca. 1 %. Fast ganz unvermittelt sinkt im Monat August der Phosphorgehalt auf 0,6 % und im Monat September, in welchem die Blätter „gelb“ zu werden beginnen, auf 0,27 %; im Monat Oktober, in welchem das Blatt schon äußerlich das Aufhören jeder vegetativen Tätigkeit erkennen läßt, beträgt der Phosphorgehalt nur mehr 0,059 g.

Das sind sicherlich hinreichend beredte Ziffern, aus denen hervorgeht, daß, wenn das Chlorophyll aus den Blättern

verschwindet, auch der Phosphor nicht zugegen ist. Im Jahre 1906 stellten wir weitere Untersuchungen an. Im Monate September, zu einer Zeit, wo sich auf demselben Baume in der inneren Partie der Krone grüne und an der äußeren vergilbte Blätter befanden, nahmen wir am selben Tage Blätterproben und zwar mehrere schöne grüne Blätter und mehrere vollkommen gelb gewordene Blätter und analysierten sodann wieder die Benzolextrakte. Die Analysenresultate waren nun folgende:

Tabelle II.

| | Trockengewicht der Benzol-Extrakte | Gefundene Mengen an $Mg_2P_2O_7$ | Gefundene Mengen an P in % des Trockengew. der Extrakte |
|---|---|---|---|
| Grüne Blätter von Ahorn | 1,326 | 0,0246 | 0,518 % |
| Gelbe Blätter von Ahorn | 0,9621 | 0,0013 | 0,036 % |

Dieselben Resultate haben wir bei Beobachtung der Zuckerrübe gewonnen. Die Trockensubstanz der Benzolextrakte der grünen Blätter hat immer einen Phosphorgehalt von 0,7—0,9 %, während der Benzolextrakt aus den gelb gewordenen Blättern einen Phosphorgehalt von bloß 0,01—0,03 % aufwies. Aus diesen Resultaten ist ferner ersichtlich, daß durch die Zersetzung des Chlorophylls der Phosphor aus den Blättern verschwindet, nachdem die Funktionen des ersteren beendet erscheinen. Diese Beobachtung hat Stoklasa schon vor 10 Jahren gemacht und ihre Ergebnisse publiziert. Die Ansichten E. Stahl's über das Vergilben des Laubes (siehe Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft, Heft IX, 1907) sind daher nicht neu.

Wir führen weiter die Daten der Analysen an, welche wir mit den Blättern verschiedener Pflanzen ausgeführt haben. In der Tabelle III sind diese Analysenresultate unserer Versuche niedergelegt.

Aus allen diesen Analysen geht hervor, daß wir in sämtlichen 18 Untersuchungsfällen nicht ein einziges Mal auf einen so niedrigen Phosphorgehalt gestoßen sind, wie ihm Willstätter auf Seite 56 seiner Arbeit als durchschnittlichen Höchstgehalt an Phosphor im Rohchlorophyll angibt. Die an dieser Stelle angegebenen Zahlen bewegen sich zwischen Spuren und hundertstel Prozenten. Frappieren muß es, daß sich Willstätter auf einigen Seiten seiner Arbeit betreffs der Angaben über den Phosphorgehalt im Rohchloropyll widerspricht. Auf Seite 54 gibt er, wie oben erwähnt, nur Spuren von Phosphor im Rohchlorophyll an; aber in der Tabelle I (zur Seite 72) findet er in den Blättern der Petersilie in zwei Fällen 0,44 % Phosphor. In derselben Tabelle I konstatiert er in 6 Fällen (frische und trockene Brennessel) Spuren von Phosphor und in frischem und trockenem Grase Phosphormengen, die sich zwischen 0,07 und 0,13 % bewegen. In getrocknetem Spinat fand er 0,13 %, während

wir im Spinat immer über 1 % Phosphor und im trockenen Grase ca. 1 % Phosphor sichergestellt haben.

Die von Willstätter gefundenen Phosphormengen in den Blättern derselben Pflanzenarten, die auch wir untersucht haben, sind daher ca. 10mal geringer als die von uns gefundenen; eine Differenz, die sich sicherlich aus der differierenden Provenienz und verschiedenen Vegetationsfaktoren (Boden, Luft, Standort usw.) nicht erklären läßt, obwohl wir bei Gewinnung der Benzolextrakte dasselbe Verfahren genau eingehalten haben, wie es Willstätter

Tabelle III.

| No. | Pflanzenart | Gewicht d. Alkohol-Extrakte (Trockengew.) in g | Gewicht d. Benzol-Extrakte (Trockengew.) in g | Gefundene Menge an $Mg_2P_2O_7$ in g | P in % des Trockengewichtes der Extrakte |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Spinatblätter | 2,2506 | | 0,1006 | 1,24 |
| 2 | Spinatblätter, junge u. alte | 2,0815 | 1,0842 | 0,0596 | 1,54 |
| | | | | 0,1057 | 1,41 |
| | | 0,99 | | 0,0045 | 0,12 |
| 3 | Milzfarn *(Asplenium)* | | 0,78 | 0,0238 | 0,85 |
| 4 | Blätter von *Convallaria majalis* | | 0,4284 | 0,0054 | 0,35 |
| 5 | Hühnerdarm (*Stellaria media*) | | 0,5491 | 0,0078 | 0,39 |
| 6 | Weizenblätter | | 0,3319 | 0,0041 | 0,34 |
| 7 | Roggenblätter | | 0,4074 | 0,0053 | 0,36 |
| 8 | Haferblätter | 1,3215 | | 0,0106 | 0,22 |
| 9 | Blätter von Roßkastanie | 2,7266 | | 0,0135 | 0,14 |
| | | | 0,4249 | 0,0091 | 0,59 |
| 10 | Weinstockblätter | | 0,1681 | 0,003 | 0,50 |
| 11 | Tannennadeln | | 1,913 | 0,0278 | 0,404 |
| 12 | Gras | 1,0171 | | 0,0265 | 0,73 |
| 13 | Gras | 0,7688 | | 0,0284 | 1,02 |
| 14 | Trockenes Gras | | 1,0171 | 0,0265 | 0,73 |
| 15 | Trockenes Gras | | 1,673 | 0,0556 | 0,927 |
| 16 | Trockenes Gras | | 1,8114 | 0,0604 | 0,929 |
| 17 | Trockenes Gras | | 1,7987 | 0,0583 | 0,903 |
| 18 | Blätter der Zuckerrübe | | 0,943 | 0,0268 | 0,79 |

angewendet hat. Wir müssen deshalb offen erklären, daß es uns ein unfaßbares Rätsel ist, wie Willstätter zu so auffälligen, von den unsrigen so abweichenden Untersuchungsergebnissen gekommen ist. Wir haben alle denkbaren Operationsfehlerquellen berücksichtigt. So haben wir, um nur die wichtigsten anzuführen, die Substanz der zerriebenen Blätter einmal nur kurze, das andere Mal durch längere Zeit extrahiert; wir haben weiter nicht nur im Dunkeln, sondern auch bei voller Einwirkung des Tageslichtes gearbeitet, wir haben endlich auch die Alkohol- und Benzol-Extrakte dem Lichte ausgesetzt, um etwaige Operationsfehler aufzuklären. Obzwar wir schließlich alle diese Fehlerquellen in unseren Kalkül gezogen haben, erhielten wir doch niemals so niedrige Re-

sultate des Phosphorgehaltes, daß sie uns gestatten würden, die Befunde Willstätters als auch nur im Bereiche einer reellen Möglichkeit gelegen zu akzeptieren. Der Phosphorgehalt ist bei Berücksichtigung aller dieser Eventualitäten niemals auf $^1/_{100}$ % oder gar auf Spuren, „die von Verunreinigungen herrührten", herabgesunken. Man könnte da einwenden, daß wir ja selbst bei gewissen Pflanzenarten, wie z. B. bei den Blättern der *Convallaria majalis* und der Hafer- und Weizenpflanze ebenfalls nicht mehr als bis 0,3 % Phosphor in dem Trockengewichte der Benzolextrakte nachgewiesen haben. Der niedere Phosphorgehalt im Trockengewichte der Benzolextrakte läßt sich aber dadurch erklären, daß trotz des Entmischungsverfahrens mit Benzol sich das Karotin und verschiedenartige andere Verbindungen aus den Alkoholextrakten gewisser Pflanzenarten nicht vollständig abscheiden lassen. Wir betonen hier ausdrücklich, daß das Reinchlorophyll aus gewissen Pflanzenarten nur schwer, manchmal überhaupt nicht abgeschieden werden kann. Erst durch Abdampfen der Benzolextrakte und neuerliche Auflösung des Rückstandes in Alkohol und Anwendung eines weiteren Entmischungsverfahrens steigert sich der Phosphorgehalt allmählich in den Benzolextrakten, und so gelang es uns denn auch tatsächlich, die Phosphorextraktion aus Weizen- und Roggenblättern auf 0,7 % bis 0,9 % zu erhöhen. Daraus ist zu ersehen, daß, was auch schon von anderen Chlorophyllforschern ausgesprochen wurde, die chemische Natur des Chlorophylls nicht in allen Pflanzenarten die gleiche ist.

M. Tswett[1]) versuchte in einem Artikel, betitelt „Ist der Phosphor an dem Aufbau der Chlorophylline beteiligt?" die Divergenz der analytischen Befunde aufzuklären, welche zwischen den Untersuchungen Willstätters und den unserigen in bezug auf den Phosphorgehalt im Rohchlorophyll bestehen. Wiewohl der Autor sich in der Einleitung zu seiner Arbeit dahin äußert: „Es wäre offenbar höchst unwissenschaftlich, einer vorgefaßten Meinung zuliebe die Richtigkeit der Bestimmungen des einen oder des anderen Forschers zu bezweifeln, sondern man muß, um die Frage zu beurteilen, beide Zahlenreihen berücksichtigen", sagt er doch in den unmittelbar darauffolgenden Zeilen, diesen einzig richtigen Standpunkt einer gerechten Kritik verlassend und in Inobjektivität verfallend wörtlich: „Betrachten wir zunächst den Phosphorgehalt der Rohextrakte von Chlorophyll. Willstätter bereitete dieselben aus getrockneten, in diesem Zustande während Wochen oder Monaten aufbewahrten Blättern oder aus zerstampftem, frischem Material, welches zuerst in Holzgeist digeriert wurde, um es vom Wasser zu befreien." Tswett fährt ferner fort: „Beim Aufbewahren des getrockneten Materials kann es nun sehr wohl geschehen, daß Lecithane oder Phosphatide ihre Löslichkeit in Alkohol teilweise einbüßen. Es ist bekannt, daß Lecithin in dieser

[1]) M. Tswett, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. H. 3. 1908.

Hinsicht unbeständig ist und daß es sogar beim Liegen an der Luft nicht nur in Alkohol, sondern auch in Äther teilweise unlöslich wird. Beim präliminieren Digerieren der frischen Blätter in Holzgeist findet aber möglicherweise ein Auslaugen der Lecithane statt oder ein Unlöslichwerden derselben. (cf. Schulze und Lickirnick l. c.) Aceton ist kein gutes Lösungsmittel für das Lecithin."

Stoklasa[1]) und seine Mitarbeiter haben aber ihre Rohextrakte aus kurz getrockneten, wasserhaltigen Blättern hergestellt, welche dann direkt mit Methyl- oder Äthylalkohol ausgezogen wurden. Es ist einleuchtend, daß unter diesen Umständen auch die farblosen Lecithane der Blätter, dessen Existenz Stoklasa wohl nicht in Abrede stellt, in Lösung gehen müssen."[2])

Hierzu müssen wir zunächst bemerken, daß wir grüne Blätter, frisch gepflückte und keineswegs, „kurz getrocknete" Blätter verwendeten, wie der genannte Autor annimmt, und daß unsere Trocknung nur so weit ging, als sie zur Beseitigung des Waschwassers erforderlich gewesen ist. Um ganz genau zu sein, müssen wir hinzufügen, daß es sich nur um eine Abtrocknung der Oberfläche der Blätter gehandelt hat und keineswegs um eine Trocknung und Entfernung der Vegetationswässer in der Blattsubstanz.

Es ist somit nicht zu bestreiten, daß unser Rohchlorophyllextrakt weit eher den Anspruch hat auf die Bezeichnung eines intakten Chlorophylls, als jener Willstätters, dessen Ausgangsmaterial alte, welke und trockene Blätter gebildet haben, welche obendrein der Einwirkung des Lichtes, der Luft und vielleicht auch den Einflüssen bakteriologischer oder enzymatischer Natur ausgesetzt gewesen sind; kurz der von Willstätter gewonnene alkoholische Extrakt enthielt ein kadavriertes und alteriertes Chlorophyll. Durch die erwähnten Wirkungen konnte es geschehen, daß das intakte Chlorophyll zersetzt und seine phosphatidische Komponente ebenso eliminiert wurde, wie durch die Einwirkung der in der Pflanzenzelle vertretenen verdünnten organischen Säuren (Oxalsäure usw.), das Magnesium aus dem Chlorophyllmolekül eliminiert wird, wie Willstätter dies nachgewiesen hat. Damit wäre erwiesen, oder ist erwiesen, warum manche Forscher im Rohchlorophyll das Magnesium nicht gefunden haben. Selbst Willstätter äußert sich in seiner Arbeit[3]): „Bei der Reaktion mit Säuren, selbst mit schwachen, tritt nämlich das Magnesium sehr leicht aus. Bei der Einwirkung von Oxalsäure erhielten wir ein mit olivbrauner Farbe lösliches Derivat, das keine Asche mehr gibt; es soll Phäophorbin, genannt werden (von phorbe, Kraut)".

Ganz dasselbe kann auch betreffs des Phosphors der Fall sein, jedoch mit dem Unterschied, daß der Grund der Aus-

---

[1]) Stoklasa, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 26a. p. 69.
[2]) Willstätter, Liebigs Annalen der Chemie 350. 1906.
[3]) Willstätter, Über kristallisierte Chlorophylle. (Justus Liebigs Annalen der Chemie. 1908. H. 3.

scheidung der Phosphorkomponente aus dem Chlorophyll bisher nicht aufgeklärt ist und diese ebenso durch die Wirkungen des Lichtes, der atmosphärischen Oxydation, oder der Bakterien oder schließlich der Tätigkeit der Enzyme herbeigeführt worden sein konnte.

Von großer Bedeutung sind gewiß die Untersuchungen, welche Hans Vageler[1]) über das Vorkommen von Phosphatiden in vegetabilischen und tierischen Stoffen vornahm. Er fand, daß sich beim Trocknen in Alkohol lösliche Phosphatide zersetzen und äußert sich in seiner diesbezüglichen Arbeit wie folgt:

„In Übereinstimmung mit Soxhlet konnte auch ich konstatieren, daß die Abnahme der in Alkohol löslichen Phosphatide um so beträchtlicher war, je länger der Prozeß des Trocknens andauerte. Auch gebe ich zur Erleichterung der Beurteilung der Beschaffenheit der Substanz den Wassergehalt mit an. Es gelangte einmal frisches Gras zur Untersuchung mit einem Wassergehalt von 85,55 $^0/_0$, dann wurde eine Probe desselben Grases 10 Stunden bei 70 bis 80$^0$ getrocknet; der Wassergehalt betrug jetzt 4,898 $^0/_0$. Eine zweite Probe wurde ca. 2 bis 4 Tage unter öfterem Wenden auf Sieben ausgebreitet, lufttrocken gemacht, und zwar bei offenem Fenster und Sommerwärme, aber im Schatten. Der Wassergehalt des so erhaltenen Grasheues betrug noch 24,02 $^0/_0$. Die Untersuchung, auf Trockensubstanz bezogen, ergab folgendes:

| | Phosphor $^0/_0$ |
|---|---|
| Gras frisch | 0,0780 |
| Gras getrocknet | 0,0584 |
| Grasheu | 0,0333 |

Der Phosphorgehalt ist also um die Hälfte gesunken.

Vageler bestätigt unsere früheren Untersuchungsergebnisse, die dahin lauten, daß durch Trocknen der Pfanzenmasse die Phosphatide, die als Bestandteil des Chlorophylls zu betrachten sind und in Alkohol und Äther löslich sind, in solche Verbindungen übergehen, die in Alkohol und Äther unlöslich sind. Natürlich glaubt Willstätter, daß das von uns geäußerte Bedenken, daß bei dem Trocknen durch verschiedenartige Einflüsse sich das Chlorophyll in der Weise ändert, daß Phosphor nicht mehr in Lösung übergeht, nicht stichhaltig ist. Wie wir uns aber überzeugten, ist Willstätters Anschauung völlig irrig.

Daß Willstätter, im Gegensatze zu der Annahme Tswetts, in seinem eigenen alkoholischen Rohchlorophyllextrakte mehr Lecithin bekommen hat, wenn er zuerst die zermalmten Blätter zur Beseitigung des Wassers mit Alkohol digerierte und dann erst die Extraktion mittels Alkohols durchführte, als wenn er direkt

[1]) H. Vageler, Untersuchungen über das Vorkommen von Phosphatiden in vegetabilischen und tierischen Stoffen. (Biochem. Zeitschr. Bd. XVII. 1909. p. 189.)

extrahiert hätte, ohne vorher erfolgter Digestion, wie wir dies getan haben, ist ja klar. Bei dieser Operation wird infolge des stets vorhandenen vegetativen Wassers in den Blättern der Alkohol, der zur Extraktion verwendet wird, verdünnt.

Es sind also von den gegenwärtigen Phosphatiden in alkoholische, mit Vegetationswasser verdünnte Chlorophyllextrakte weniger übergegangen, als bei der Extraktion mit nicht verdünntem Alkohol, wie dies bei dem Vorgang Willstätters der Fall gewesen. Übrigens, die Frage der Nichtanwesenheit der farblosen Phosphatide behandeln wir später auf Grund unserer Untersuchungen.

Was die Bezeichnung „Reinchlorophyll“ betrifft, so waren wir weit entfernt davon, mit dieser Bezeichnung die Einheitlichkeit des Produktes andeuten zu wollen; vielmehr bezeichneten wir mit diesem Ausdruck nur das Produkt, das wir durch verschiedene Reinigungsoperationen erhalten hatten, ebenso, wie wir uns im Laufe der Arbeit dessen bewußt wurden, daß das Produkt, das wir durch die Extraktion erhalten, nur ein postmortales Produkt ist. Gerade der Umstand, daß wir zu den Entmischungsverfahren Benzol verwendet haben, was uns Tswett ausstellt, und daß es notwendig ist, mehr Wasser hinzuzufügen als bei Verwendung von Kohlenwasserstoff (Benzin, Petroleumbenzin), damit die Kyanophyllen- und Xanthophyllen-Zonen sich zu bilden vermögen, spricht für unsere Anschauung, daß die eventuell gegenwärtigen farblosen Lecithine in die Schichte der Kyanophyllen nicht hineingekommen sind. Durch Parallelversuche, d. i. mit Lecithinpräparaten, welche den alkoholischen Chlorophyll-Lösungen beigemengt sind, haben wir gefunden, daß bei der Ausschüttelung mit Benzol und Hinzufügung von so viel Wasser, daß dadurch die Abscheidung von Schichten zum größeren Teile bewirkt wird, die Lecithine nicht in das Benzol übergehen, wie Tswett supponiert, sondern zum größten Teile in der Emulsion, welche sich bei dieser Methode an der Grenze beider Schichten bildet, suspendiert werden, wie auch Just in unserem Laboratorium konstatiert hat.

Tswett benutzte auch das Benzol beim Krausschen Entmischungsverfahren wie wir, und das so gewonnene Produkt (nachher noch mit Petroläther vermischt und mit Wasser ausgeschüttelt) teilte er durch seine sogenannte chromatographische Adsorptionsmethode. Er schreibt diesbezüglich: „Es entstanden folgende Zonen (von oben nach unten):

A. Farblose Zone (Phosphatide?).
B. Gelbgrüne Zone (Chlorophyllin $\beta$).
C. Grünblaue Zone (Chlorophyllin $\alpha$).
D. Gelbe Zone (Xanthophylle).“

Ohne daß Tswett irgend eine analytische Unterlage, durch welche wir weiter unten seine Methode ergänzen, angeführt hätte, schreibt er weiter:

„Die grüne Benzolphase enthält nämlich außer den beiden Chlorophyllinen, Xanthophylle und Karotin, noch farblose Bei-

mischungen, welche möglicherweise aus organischen Phosphorverbindungen bestehen."

Sämtliche vorher angeführten Gründe Tswetts können Gegenstand einer Diskussion sein; es ist aber absolut unstatthaft, daß Tswett, keineswegs auf Grund von analytischen Daten, durch welche wir unsere Erörterungen fundieren, sondern auf Grund der oben angedeuteten, bloß spekulativen Erwägungen folgende Deduktion aufzustellen sich für berechtigt hält.

Tswett geht sogar so weit, folgenden Ausspruch zu tun: „Wir müssen daher schließen, daß die Beteiligung des Phosphors an dem Aufbau der Chlorophylline in einigen Fällen fast sicher ausgeschlossen ist."

Daß diese letztere Behauptung Tswetts eine übereilte ist, beweisen nicht allein etwa von uns aufgestellte Voraussetzungen, sondern exakte Experimente, welche wir in Befolgung seiner eigenen Methode durchgeführt haben, die er in der Abhandlung „Adsorptionsanalyse, chromatographische Methode, Anwendung auf die Chemie des Chlorophylls" [1]) beschreibt. Wir haben jedesmal 1 kg frischer, reiner Blattsubstanz der großen Klette *(Lappa major)* benützt. Die für das Experiment bestimmte Blattsubstanz wurde zerkleinert, mit feinstem Schmirgel unter Zugabe von Calciumkarbonat zerrieben und die so gewonnene Masse mittels Äthylalkohols extrahiert. Das grün gefärbte Filtrat wurde sodann mit Benzol versetzt und so lange Wasser zugefügt, bis sich die bekannten zwei Phasen gebildet hatten, nämlich die tiefgrüne und die gelbe.

Die smaragdgrüne Benzollösung wurde nun in der beschriebenen Weise mittels wässerigen Alkohols ausgeschüttelt. Nach dieser Operation erfolgte die Vermischung der grünen Benzollösung mit Petroläther, worauf der Extrakt mit destilliertem Wasser sorgfältig und gründlich ausgewaschen wurde, um auf diese Weise den Alkohol vollständig zu entfernen. Hierauf wurde die Lösung der chromatographischen Zerlegung zugeführt. Diese letztere erfolgte bei vollständigem Lichtabschluß. Die ganze Adsorptionsanalyse wurde in einem Glaszylinder, in welchem sich eine 40 cm hohe und 10 cm im Durchmesser fassende Calciumkarbonatschicht befand, vorgenommen. Zu erwähnen erübrigt noch, daß das Calciumkarbonat chemisch rein, bei 150° C getrocknet und vor der Verwendung auskühlen gelassen wurde.

Die durch die Adsorption entstandenen, verschiedenfarbigen Schichten, deren Grenzen gut erkennbar waren (wenn sie auch nicht scharf genug markiert gewesen sind), wurden mit dem Messer geteilt und mittels absolutem Äthylalkohol extrahiert. Die eben beschriebene Operation wurde zehnmal nacheinander mit je 1 kg Blattsubstanz vorgenommen und jedesmal die alkoholischen Extrakte der einzelnen Zonen vereinigt und abgedampft, so daß stets zu einem vollen Versuche 10 kg an Blattsubstanz verwendet worden sind. Sämtliche Operationen haben wir zweimal wiederholt, so daß insgesamt 20 kg Blattsubstanz, d. i. à 10 kg per Versuch,

[1]) Tswett, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1906, Heft 7.

zur Verarbeitung gelangten. Die nachstehende Tabelle IV zeigt uns die Durchschnittsresultate der beiden Hauptversuche an. In den abgedampften alkoholischen Extrakten wurde hierauf der Phosphor resp. die Phosphorsäure nach den schon von uns erwähnten Methoden bestimmt.[1])

Wir haben nachstehende Zonen erhalten:

1. Eine sattgrüne Zone.
2. Eine lichtgrüne Zone.
3. Eine smaragdgrüne Zone.
4. Eine gelbe Zone, welche nach demselben Forscher aus dem Xanthophyll besteht.
5. Eine farblose unterste Zone.

Tabelle IV.

| Zonenfolge | Durchschnittl. Höhe der Zone in cm | Verfärbung | Menge d. Trockensubstanz in g | Gefundene Menge $Mg_2P_2O_7$ in g | Phosphorgehalt im $Mg_2P_2O_7$ in g | Phosphor in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| I. | 7 | sattgrün | 0,9722 | 0,0345 | 0,0096 | 0,98 |
| II. | 10 | lichtgrün | 0,8726 | 0,0255 | 0,0070 | 0,80 |
| III. | 4 | blaugrün | 0,3068 | 0,0092 | 0,0026 | 0,84 |
| IV. | 10 | gelb | 0,7625 | 0,0036 | 0,0010 | 0,13 |
| V. | 10 | farblos | 0,2865 | 0,0058 | 0,0016 | 0,56 |

Die Gestaltung der Phasen war in unserem Falle eine etwas andere, als sie sich bei den Experimenten Tswetts ergeben hatte; Tswett hat als oberste eine farblose Zone erhalten, betreffs welcher er sagt, daß sie die Phosphatide enthält. Die gelbgrüne und grünblaue Zone sollen nach ihm die Chlorophylline $\alpha$ und $\beta$ enthalten. Die gelbe Zone besteht wesentlich aus den Xantho-

[1]) Die Phosphorsäure wurde in Form von Magnesium-Pyrophosphat nach vorangegangener Fällung als Ammonphosphormolybdat bestimmt. Bei dieser Bestimmung der Phosphorsäure ist zu erwähnen, daß von H. Neubauer (Zeitschrift für angewandte Chemie 1896, 439), F. A. Gooch (Zeitschrift f. anorganische Chemie, XX, S. 135) hervorgehoben wird, daß in dem Falle, wenn die Fällung der Phosphorsäure in der Kälte vor sich geht, das Magnesiumammoniumphosphat schwer herausfällt, rein nicht zu erhalten ist und dasselbe bald mit $Mg_3PO_4$, bald mit $Mg(NH_4)_4PO_4)_2$ verunreinigt ist. Wir können jedoch mit den Anschauungen von B. Schmitz (Zeitschrift für analytische Chemie, 1906, S. 512), Järvinen (ebendort 1905, S. 333) und Jörgensen (ebendort 1906, S. 278), wonach die Fällung in der Hitze vorgenommen werden muß, nicht übereinstimmen. Unsere analytischen Versuche mit chemisch reinen Monophosphaten haben dargetan, daß, wenn man die Phosphorsäure als Ammonphosphormolybdat fällt, die gefällte Masse nach dem Auswaschen in warmem Ammoniak löst und dann die Lösung mit Salzsäure so lange versetzt, bis der entstehende gelbe Niederschlag sich in der ammoniakalischen Flüssigkeit langsam wieder löst und endlich behutsam mit filtrierter, tropfenweise zugesetzter Magnesiamixtur fällt, die Lösung genügend warm ist, und sie nicht zum Sieden zu erhitzen braucht. Man erhält dann immer das Magnesiumammoniumphosphat in ganz reinem, grob-kristallinischem Zustande.

phyllen. Die gelbe Flüssigkeit, welche Tswett als Karotinlösung betrachtet und die bei seinen Versuchen aus der Adsorptionsröhre geflossen ist, trat bei unseren Versuchen nicht auf.

Nun betrachten wir die Resultate unserer eigenen Untersuchungen: Wir finden, daß alle Zonen von grüner Farbe, welche die Chlorophylline $\alpha$ und $\beta$ enthalten, einen großen Phosphorgehalt in der Trockensubstanz aufweisen und zwar die dunkelgrüne Zone 0,98 %, die lichtgrüne 0,80 % und die smaragdgrüne Zone 0,84 %. Diese drei Zonen ergeben zusammen ca. 2,1516 g Trockensubstanz mit einem Phosphorgehalt von 0,0192 = 0,89 %, welchen 0,7625 g an Trockensubstanz der gelben Zone mit 0,001 g Phosphor = 0,13 % Phosphor der Xanthophylle gegenüberstehen.

Besonders interessant ist die farblose Zone, in der nach Tswett die Phosphatide enthalten sein sollen. Wir fanden, daß einer Gesamttrockensubstanz per 0,2865 g mit einem Phosphorgehalte von 0,0016 g, d. i. 0,56 % Phosphor, entsprechen.

In der folgenden Tabelle V sind die genauen Resultate unserer Untersuchungen in übersichtlicher Weise niedergelegt. Zunächst ist an diesen Resultaten beachtenswert, daß von dem Gesamtphosphorgehalt 88,08 % auf die grüne Zone entfallen, ferner bloß 4,58 % des gesamten Phosphorgehaltes auf die gelbe und 7,34 % auf die farblose Zone kommen. Dieses Verhältnis des Phosphorgehaltes der einzelnen Zonen ist doch sicherlich ein unverwischliches Dokument dafür, daß der Phosphor tatsächlich in der grünen Zone vertreten ist, wobei noch besonders der Umstand in die Wagschale fällt, daß die analysierten Präparate nach der Tswettschen Methode getrennt worden waren. Die aus der Tabelle V zitierten Ziffern sind ferner ein sprechender Beweis dafür, daß die seitens Tswetts aufgestellte Behauptung, welcher zufolge: „Die Beteiligung des Phosphors an dem Aufbau der Chlorophyllane in einigen Fällen fast sicher ausgeschlossen ist (Willstätters Befunde), in anderen aber sehr problematisch erscheint", durch unsere Versuche entschieden dementiert wird; denn die Annahme, daß eine Verunreinigung des analysierten Chlorophyll-Präparats durch Phosphatide, obendrein in einem Prozentsatze, wie wir den Phosphorgehalt konstatiert haben, stattgefunden haben könne, erscheint ganz unstichhaltig.

Tswett stellt aber noch folgende Behauptung auf: „Die von Stoklasa mitgeteilten, sehr variablen Zahlen für den Phosphorgehalt der Benzolphase bei verschiedenen Pflanzen und bei derselben Pflanze (Ahorn) für verschiedene Jahreszeiten sprechen vielmehr zugunsten einer variablen Beimischung von Phosphatiden, als für eine variable Zusammensetzung der Chlorophylline (des mythischen Chlorophylls)."

Wir haben zur Entkräftigung dieser seiner Behauptung wiederholt die Adsorptionsmethode Tswetts benützt, wobei wir wieder die Blätter desselben Baumes (Ahorn) der Beobachtung zugrunde gelegt haben, und zwar das einemal im Monat Mai, das anderemal im Monat September. Die Gesamt- oder Rohchlorophyll-Lösung wurde nach der beschriebenen Methode bereitet.

Was haben wir nun bei diesen Untersuchungen gefunden?

Wir haben gefunden, daß die Extrakte aus den Blättern (Gesamt- oder Rohchlorophyllextrakte), die wir im Monat Mai untersuchten, nachstehenden Phosphorgehalt in den einzelnen Zonen aufwiesen:

Die drei grünen Zonen ergaben einen Phosphorgehalt von 1,1 %, die gelbe Zone einen Phosphorgehalt von 0,1 % und schließlich die farblose Zone einen solchen von 0,3 %.

Im Monat September, um welche Zeit die Blätter bei uns bereits gelbgrün zu werden beginnen, ergaben sich für den Phosphorgehalt der Blätterextrakte folgende Daten: Die drei grünen Zonen enthielten 0,25 %, die gelbe Zone 0,2 % und die farblose Zone 0,38 % Phosphor. Der unvoreingenommene Leser merkt also sofort, daß mit dem Verschwinden des Chlorophylls aus dem Blatte auch der Phosphorgehalt aus den grünen Zonen fast völlig verschwunden ist, somit mit Fug und Recht, ohne der Logik den geringsten Zwang anzutun, auf einen Kausalnexus zwischen dem Vorhandensein des Chlorophylls im Blatte und dem Phosphor in dem ersteren geschlossen werden darf.

Tabelle V.

| Zone | Gehalt an Trockensubstanz in g | Von der Gesamttrockensubstanz entfallen % auf: | Phosphorgehalt in g | Phosphor in d. entsprechenden Trockensubstanz in % | Von dem Gesamt-Phosphorgeh. entfallen % auf: |
|---|---|---|---|---|---|
| Drei grüne Zonen | 2,1516 | 67,23 | 0,0192 | 0,89 | 88,08 |
| Gelbe Zone | 0,7625 | 23,82 | 0,0010 | 0,13 | 4,58 |
| Farblose Zone | 0,2865 | 8,95 | 0,0016 | 0,56 | 7,34 |

Dabei haben wir gar nicht die Absicht, die Selbstverständlichkeit zu bestreiten, daß ein gewisser Prozentsatz des Phosphorgehaltes der Extrakte der Blattsubstanz (Gesamt- oder Rohchlorophyll) den Phosphatiden der farblosen Zone angehört, aber diese Mengen bleiben, wie wir gesehen haben, im Frühjahre wie im Herbst fast konstant.

Etwas Ähnliches haben wir betreffs des Phosphorgehaltes in der gelben Zone beobachtet.

Ganz anders verhalten sich aber die grünen Zonen. Betreffs dieser haben wir gefunden, daß mehr als 80 % des gesamten Phosphorgehaltes im Monat September verschwindet. Diese Tatsache spricht doch deutlich genug für eine variable Zusammensetzung der Chlorophylline, während die „Beimischung“ der Phosphatide (im Gesamt- oder Rohchlorophyll) offenkundig eine fast konstante ist. Durch unsere analytischen Untersuchungen waren wir in der Lage sicherzustellen, daß die im Wege des Kraus'schen Entmischungsverfahrens hergestellten Benzolphasen im Monat Juni und Juli einen Phosphorgehalt von 1,3 %, im Monat Oktober aber nur 0,059 % enthalten haben. Das Ver-

schwinden der grünen Farbe ist somit sicherlich ein Zeichen, daß in zwingender Weise auch das Verschwinden des Phosphors indiziert, obendrein aber sich in vollständiger Harmonie mit der chromatographischen Zerlegung befindet, von welcher Tswett selbst sagt: „Daß sie schon jetzt als mächtiges Kontrollmittel anwendbar sei“ und daß „von keinem Farbstoffpräparate behauptet werden könne, dasselbe sei eine definierte reine Substanz, wenn es sich nicht auch in der chromatographischen Probe als einheitlich erweist.“

Wir wundern uns, daß Tswett Molisch den Beweis über die Nichtanwesenheit des Eisens im Chlorophyll vorhält, daß er das Material vorerst 10 Minuten lang im Wasser aufgekocht hat, wodurch die Abspaltung des Eisens aus dem Chlorophyll leicht hätte erfolgen können, und daß Tswett bei seiner Kenntnis dieses labilen Verhaltens des Chlorophylls nicht früher Willstätter vorgeworfen hat, daß er nicht frisches Material verarbeitete, dasselbe zerstörenden Einflüssen überlassend, wie dies speziell die Wärme und atmosphärische Kohlensäure, gewisse Enzyme und Bakterien für das Chlorophyll sind.

Auf Grund dieser Erwägungen über die Labilität des Chlorophyllmoleküls und der Leichtigkeit, mit welcher das Chlorophyll Elemente ausscheidet, welche ihm in vivo angehört haben, und andererseits jene, welche zu diesem Molekül im Blatt nicht gehört haben, substituiert oder addiert, waren wir genötigt, ein ganz anderes Verfahren, das wir übrigens bereits wiederholt beschrieben haben, einzuschlagen, als es von Willstätter in Anwendung gebracht wurde.

Aus unseren Beobachtungen können wir heute, ohne irgendwie der Logik Gewalt antun zu müssen, abstrahieren, daß die Angaben Willstätters[1]) über den Phosphorgehalt der Chlorophyllpräparate (Gesamt- oder Rohchlorophyll), die aus dem Methylalkohol- und Acetonextrakten hergestellt worden sind und betreffs welcher er nur Spuren oder bloß minimale Quantitäten gefunden haben will, nicht richtig sein können. Wir haben durch unzweifelhafte Versuche zu verschiedenen Zeiten konstatiert, daß die Chlorophyllpräparate wesentlich phosphorhaltig sind.

## II. Chemische Zusammensetzung der im Handel vorkommenden Chlorophyllpräparate.

### Präparat von Merck.

Zur Orientierung über die Eigenschaften des Chlorophylls wurde eine Reihe von analytischen Bestimmungen mit einem Präparat von Merck ausgeführt, welches als Chlorophyllpurissimum

[1]) Richard Willstätter, Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. (Liebigs Annalen der Chemie. Bd. 350. 1906.)

bezeichnet und frei von Carotenen war. Dasselbe erlitt im Vakuum bei 100° nur 4,68 % Trockenverlust. Es war amorf von olivbrauner Farbe und enthielt, wie durch mikrochemische Untersuchung festgestellt wurde, etwas Cholin.

Der Phosphorsäuregehalt, sowie die Stickstoffmenge wurde nach der Methode Kjelldahls und Dumas bestimmt und hierauf die Elementaranalyse, sowie eine Feststellung der Spaltungsprodukte vorgenommen.

Die Stickstoffbestimmung nach der Methode von Dumas erfolgte auf die Weise, daß eine gewogene Menge der Substanz in einem Hofmeisterschen Schälchen in Petroleumäther gelöst, mit geglühtem Kupferoxyd vermischt und im Trockenschranke bei 100° getrocknet wurde.

0,3231 g des Präparates (0,2932 g aschefreier Trockensubstanz) ergaben 9,65 cm³ Stickstoff bei 18,5° C und 741,5 mm Druck. Der Stickstoffgehalt betrug also 3,65 %. Die Methode von Kjelldahl-Willfahrt ergab niedrigere Resultate.

Für die Elementaranalyse wurde die abgewogene Menge des Präparates auf dem Schiffchen in einer auf der einen Seite zugeschmolzenen Röhre, die mit einer Wasserstrahlpumpe auf 100 mm evakuiert wurde, im Wasserdampfe bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, was sehr rasch erreicht wurde.

0,1486 g (0,1419 g aschefreier) Trockensubstanz ergaben 0,1315 g $H_2O$ und 0,3630 g $CO_2$.

Bei dieser Untersuchung wurden folgende Resultate erzielt:

Tabelle VI.

| | In der Trockensubstanz | | In aschefreier Trockensubstanz |
|---|---|---|---|
| Asche | 4,57 % | N nach Kjelldahl | 2,24 % |
| Org. Stoffe | 95,43 % | N nach Dumas | 3,65 % |
| $P_2O_5$ | 0,64 % | C | 69,80 % |
| | | H | 10,20 % |
| | | Differenz ($O+P_2O_5$) | 16,25 % |

Sodann wurde der Phytolgehalt nach der von Willstätter[1]) und seinen Schülern ausgearbeiteten Methode bestimmt.

Eine abgewogene Menge von Chlorophyll wurde mittels 24prozentiger methylalkoholischer Natronlauge 2 Stunden mit Rückflußkühler gekocht, dann mittels Äther nochmals extrahiert, der Extrakt filtriert und das Filtrat mit Blutkohle entfärbt, eingedampft und im Kölbchen gewogen.

Die Phytolmenge betrug auf aschenfreie Substanz berechnet im ersteren Falle 22,55 %, im letzteren Falle 23,65 %, im Durchschnitt 23,10 %.

Die nach der Phytolextraktion zurückbleibende Seife wurde in heißem Wasser gelöst, mittels Salzsäure (oder Schwefelsäure)

[1]) Willstätter, Hocheder u. Hug, Annalen der Chemie, 371, 18, 1909.

schwach angesäuert, die trübe Flüssigkeit mittels Petroleumäthers, der umdestilliert und von höher als 50° siedenden Bestandteilen frei war, dreimal ausgeschüttelt. Sowohl die ätherische Lösung als auch die wässerige, trübe Flüssigkeit wurden durch einen gewogenen Goochtiegel mit Asbestschicht filtriert und so die durch die alkalische Spaltung gebildeten Phytochlorine, die zum größten Teile in Flocken in den Flüssigkeiten schwammen, möglichst quantitativ aufgefangen und mit etwas Petroleumäther (feucht) nachgewaschen und getrocknet.

Das Resultat der Phytochlorinbestimmung ist freilich etwas ungenau, weil einerseits etwas an Säuren zurückgehalten wird, anderseits, wie an der blauen Färbung des Filtrates ersichtlich ist, die verdünnte wässerige Salzsäure etwas auflöst. Das Resultat wird ohne Umrechnung in der Kolonne Phäophorbin angeführt, weil ein genauer Faktor noch nicht festgestellt wurde.

Nach der Entfärbung mittels Blutkohle wurde die petroleumätherische Lösung eingedampft und der Rest gewogen. Ein Teil der Fettsäuren ging jedoch mit den Petroleumätherdämpfen verloren.

Aus dem Stickstoffgehalt 9,42 %, berechnet nach der Formel für Phäophorbin $C_{34}H_{34}N_4O_6$, ergibt sich ein Phäophorbingehalt des Präparates von 38,74 %.

Die Resultate sind folgende:

Tabelle VII.

| | Präparat % | Phytol % | Phäophorbin % | Glyceridrest % | Glyceridrest auf 100 % berechnet. % |
|---|---|---|---|---|---|
| C | 69,80 | 18,71 | 26,60 | 24,49 | 64,43 |
| H | 10,20 | 3,14 | 2,23 | 4,83 | 13,25 |
| N | 3,65 | — | 3,65 | — | — |
| O | 15,65 | 1,25 | 6,26 | 8,14 | 22,32 |
| $P_2O_5$ | 0,70 | — | — | 0,70 | — |
| | 100,— | 23,10 | 38,74 | 38,16 | 100,00 |

Die elementare Zusammensetzung des Glyceridrestes entspricht einer sauerstoffreicheren Säure. Das Glycerin wurde nur qualitativ im Destillate der wässerigen Flüssigkeit nach der Phytochlorinbestimmung mittels Lauge und Kupfersulfatlösung nachgewiesen.

## Die organischen Säuren.

Es wurden bei der Hydrolyse 0,25 g Säuren erhalten, woraus eine geringe Menge fester Säure auskristallisierte, die auf einem porösen Tonscherben abgesaugt wurde. Die Menge, auf dem Porzellanschiffchen gewogen, betrug 0,0551 g. Durch Verbrennen resultierten 0,1490 g $CO_2$ und 0,0681 g $H_2O$. Es entspricht dies:

| | | Theorie für Palmitinsäure | Theorie für Ölsäure |
|---|---|---|---|
| | % | % | % |
| C | 73,47 | 74,92 | 76,51 |
| H | 13,73 | 12,60 | 12,15 |
| O | 12,53 | 12,48 | 11,34 |

Es scheint dies Palmitinsäure gewesen zu sein, denn der Schmelzpunkt dieser Säure war 60°, während jener der Palmitinsäure 62° ist.

## III. Mikrochemische Untersuchungen des im Handel vorkommenden Chlorophylls.

So viel uns bekannt ist, hat es noch niemand versucht, das Handelschlorophyll mikroskopisch und mikrochemisch zu untersuchen. Wir dachten daher, daß es am Platze sein wird, ein solches Präparat, welches häufig als Ausgangsprodukt für die weiteren Untersuchungen über Chlorophyll benützt wird, einer näheren Untersuchung zu unterziehen.

Wir wußten es wohl, daß dieses Präparat, das zumeist für technische Zwecke benützt wird, keinen einheitlichen Körper darstellt, sondern daß es vielmehr aus einigen Körpern zusammengesetzt ist und daß auch die Zusammensetzung dieses Rohchlorophylls je nach dem benützten Pflanzenmaterial verschieden sein wird.

Zur Untersuchung wählten wir das Präparat, welches die Firma Merck in Darmstadt unter der Bezeichnung „karotenfrei" in den Handel bringt. Dasselbe stellt eine pastenförmige, olivgrün gefärbte Substanz dar, welche einen eigentümlichen, extraktartigen Geruch besitzt.

Wenn wir etwas von dieser Substanz zwischen 2 Gläschen möglichst stark zerdrücken und unter dem Mikroskope besichtigen, sehen wir, daß dieser Körper keineswegs homogen ist. Die Grundsubstanz, welche das meiste ausmacht, erscheint ziemlich einheitlich und ist etwa gelbgrünlich gefärbt; in derselben findet man eingebettet verschiedene Körper und zwar:

1. lange, nadelförmige oder säulchenförmige Kristalle (Taf. III, Abbildung 1).
2. undeutliche, stark lichtbrechende Oktaëder (offenbar oxalsauren Kalk (Tafel III, Abbildung 2).
3. größere Kristalle verschiedenster Gestalt, welche lebhaft an Phosphorsäure-Magnesia oder Phosphorsäure-Ammonmagnesia (Trippelphosphat) erinnern (Tafel III, Abbildung 3).
4. Sphärokristalle mit ungemein feiner Struktur, stellenweise von ziemlich lockerem Gefüge, welches aus radial angeordneten, ungemein feinen Kristallfäden zusammengesetzt ist (Tafel III, Abbildung 4).

Nicht selten finden wir mehrere von diesen Formen in größeren Klumpen vereinigt.[1]) Die Untersuchung dieses Präparates erfolgte zuerst in der Weise, daß wir etwas von demselben einer Sublimation unterworfen haben, indem wir eine gewisse Menge der Substanz in die Mitte eines mäßig ausgehöhlten Uhrschälchens legten und dieses dann mit einer Glasplatte bedeckten.

Diese Vorrichtung wurde auf eine Asbestplatte gestellt und darunter eine kleine Gasflamme angezündet. Schon nach kurzem Erwärmen entwichen aus der Probe die letzten Reste der Feuchtigkeit, welche das Glas beschlagen. Dieser Beschlag verschwindet später sehr rasch; bei weiterem Erwärmen wird das Glas wieder beschlagen, diesmal aber in anderer Weise als bei dem Wasserdampf. Es bildeten sich zuerst ganz kleine Tröpfchen in der Mitte des Glases, welche sich allmählich vergrößern, vereinigen und die Tendenz zeigen, am Glase auseinanderzulaufen.

Später zeigte die Substanz eine strahlförmige Anordnung und reichliche Verzweigung vom Zentrum zur Peripherie. Das Sublimat hat den charakteristischen Geruch der ursprünglichen Substanz angenommen. Unter dem Mikroskope besteht es aus großen, farblosen, oder schwach gelblich gefärbten, stark lichtbrechenden Tröpfchen von fettartigem Glanze. Diese Tröpfchen speichern mit Begierde Jod und färben sich rasch mit Sudan III und Alkannatinktur.

Nach einigen Stunden erstarren diese Tröpfchen zum Teile zumeist in der Mitte und es ließ sich unter dem Mikroskop beobachten, daß sich überaus zarte, fadenförmige, zu Büscheln geordnete Nadeln gebildet haben, welche im polarisierten Lichte einen prachtvollen Seidenglanz besitzen (Tafel III, Abbildung 8).

Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß das Sublimat aus irgend einer Fettsäure besteht.

Um den Nachweis zu erbringen, daß es sich tatsächlich um eine Fettsäure handelt, wurde ein Teil des Sublimates auf einen Objektträger übertragen und mit 10prozentiger Kalilauge versetzt. Sofort nach Zusatz der Kalilauge trübte sich die Masse und es bildeten sich stark lichtbrechende Tropfen und Kugeln, sowie auch unregelmäßige Massen, welche sich alsbald zu den schönsten Myelinformen auswuchsen (Tafel III, Abbildung 6 und 7). Später erstarrten die Massen kristallinisch und wurden durch Verseifung undurchsichtig.

Nach den Erfahrungen, welche einer von uns gelegentlich seiner Studien über Myelinformen gemacht hat[2]), handelt es sich hier mit größter Wahrscheinlichkeit um Ölsäure.

Eine weitere Frage, welche uns besonders interessierte, war die, ob unser Präparat (Rohchlorophyll) auch Cholin enthält, und ob dasselbe frei oder gebunden vorkommt. Nach Zusatz von einer starken Jodjodkaliumlösung zu dem Präparate können wir beob-

---

[1]) Frisch bereitete, grüngefärbte Chlorophyllpräparate sind homogen und enthalten keine kristallisierte Beimengungen.

[2]) Emanuel Senft, Über die Myelinformen bildende Substanz in Gingho-Samen. Pharmazeutische Post, 1907.

achten, daß die Substanz das Jod mit Begierde speichert, daß sich dagegen aber keine Kriställchen bilden. Somit ist also das Cholin in freiem Zustande nicht vorhanden. Wir haben es daher versucht, das in dem Präparat eventuell vorhandene Cholin in Freiheit zu setzen. Zu diesem Zwecke kochten wir etwas der Substanz etwa mit 2 $cm^3$ verdünnter Schwefelsäure (1 : 5).

Es erfolgte sogleich eine Lösung und ein Teil des Körpers blieb ungelöst und schied sich in Form von Schmiere ab.

Beim Kochen entwickelte sich ein charakteristischer Geruch, welcher jedoch ungemein schwer zu beschreiben ist. Nach längerem Kochen ließ sich ein Nebengeruch wahrnehmen, welcher etwa an Fische erinnert und den wir anläßlich unserer Studien über Myelinformen bei der Spaltung der Lecithine durch Schwefelsäure häufig zu beobachten Gelegenheit hatten.

Zu dem Filtrate wurde etwas starke Jodjodkalilösung zugesetzt. Nach längerer Zeit bildeten sich unregelmäßige und ziemlich leicht zufließende, jedoch genug charakteristische Kriställchen der Jodcholinverbindung. Die ganze Reaktion verlief recht träge und wir nahmen an, daß die Abspaltung des Cholins keine vollkommene war. Um daher eine stärkere Abspaltung des Cholins zu bewirken, haben wir ein Gramm des Rohchloropylls mit einer Mischung aus 30 Tropfen Salzsäure, 30 Tropfen Schwefelsäure und 5 ccm Wasser etwa $^1/_4$ Stunde gekocht, indem wir das verdunstete Wasser ersetzten, und filtrierten dann die gewonnene Lösung (Aufschwemmung). Das Filtrat war schmutzig, gelbgrün gefärbt; dasselbe wurde auf etwa 1 ccm eingeengt und von diesem Rückstande wurde dann ein Tropfen auf einen Objektträger gebracht, eine starke Jodjodkaliumlösung zugesetzt und das Präparat rasch mit einem Deckgläschen bedeckt. Es bildete sich sofort eine Trübung und etwa in 5 Minuten zeigten sich die ersten Kriställchen. Die Kristalle entwickelten sich erst ungefähr in 10 Minuten (Tafel III, Abbildung 9). Sie besaßen eine mahagonibraune Farbe, waren zumeist nur klein und zerflossen bald.

Neben diesen fanden wir aber manchmal recht ansehnliche Kristalle, welche sehr unbeständig waren und kaum, daß sie vollkommen ausgebildet waren, wieder rasch zerflossen. Bei der Auflösung der großen Kristalle bildeten sich ganz eigentümliche Spindelformen. Die Auflösung erfolgte nämlich allmählich von den Kristallenden ausgehend und die Mitte blieb am längsten erhalten.

Bei den Untersuchungen, welche wir anläßlich der Studien über Myelinformen angestellt haben, wurde nachgewiesen, daß das Lecithin nicht nur durch anorganische Säuren, sondern auch durch organische Säuren, Weinsäure, Oxalsäure, nach längerer Zeit Cholin abspaltet, und es wurde die Vermutung ausgesprochen, daß offenbar auch andere Pflanzensäuren nach längerer Einwirkung das Lecithin zu spalten vermögen.

Das Lecithin wird bekannterweise auch durch verdünnte Alkalien und wie wir konstatieren konnten, sogar schon durch das saure phosphorsaure Natrium (welches allerdings auch alkalisch reagiert) nach längerer Zeit gespalten.

Wir wollten uns, von unseren Erfahrungen über die Spaltung des Lecithins ausgehend, davon überzeugen, wie weit sich auch das Rohchlorophyll dem Lecithin analog verhalten wird. Zu diesem Zwecke versetzten wir eine bestimmte Menge der Chlorophyllpasta in einer Eprouvette mit einer 10 prozentigen Lösung von saurem phosphorsaurem Natrium. Das Chlorophyll ging zum Teile ziemlich rasch in Lösung über und die Flüssigkeit färbte sich schmutzig gelbgrün.

Nach 10 Tagen hatte sich das Chlorophyll schon zum größten Teile aufgelöst und die Flüssigkeit nahm eine etwa olivbraune Farbe an. Die mikroskopische Untersuchung zeigte uns jedoch, daß es sich nicht um eine vollkommene Lösung, sondern bloß um eine Suspension handelt.

Das Chlorophyll wurde durch das saure phosphorsaure Natrium allmählich gequollen und kleine Partikelchen, welche sich davon abgelöst hatten, zeigten die schönsten Myelinformen. Durch Bewegung des Glases sowie auch durch Strömen der Flüssigkeit weggetragene Myelinformen zogen ungemein zarte lange Fäden nach, welche so dünn sind, daß sie selbst bei der stärksten Vergrößerung nur mehr schwach wahrnehmbar waren, denn ihre Dicke beträgt nur kleine Bruchteile eines $\mu$.

Außer diesen Gebilden begegneten wir in dem Präparate zu Bündeln geordneten, überaus dünnen Fettsäurenadeln. Es handelte sich also hier ebenfalls, wie beim Lecithin, um eine Saponifikation.

Einen weiteren Versuch machten wir mit Weinsäure, indem wir etwas der Chlorophyllpasta mit einer 10 prozentigen Lösung von Weinsäure versetzten und einige Tage stehen ließen.

Schon nach einigen Tagen konnte unter dem Mikroskope durch Zugabe von starker Jodjodkaliumlösung die Bildung der Florenz'schen Kriställchen (Cholin-Dijodid) nachgewiesen werden.

Dasselbe gilt auch von der Oxalsäure, mit welcher es uns ebenfalls gelungen ist, aus der Chlorophyllpasta nach längerer Zeit Cholin abzuspalten.

Im allgemeinen haben wir die mikrochemischen Reaktionen so durchgeführt, daß wir bei schwacher Vergrößerung auf dem Objektträger die Flüssigkeit mit dem Reagens versetzten, ohne die Probe mit einem Deckgläschen zu bedecken, welches Verfahren sich zur Orientierung sehr praktisch erwiesen hat, denn die Probe konnte rasch ausgeführt werden. Außerdem schieden sich die überaus leichten Kriställchen der Cholinverbindung auf der Oberfläche des Tröpfchens ab.

Bei positivem Ausfalle überzeugten wir uns von der Reaktion nochmals in der Weise, daß wir ein wenig der zu prüfenden Flüssigkeit auf einen Objektträger brachten, mit einem Deckgläschen bedeckten und vom Rande des Gläschens aus das Reagens zufließen ließen.

Im positivem Ausfalle bildete sich an der Stelle, wo das Reagens in die Probe eingedrungen ist, ein pulveriger Niederschlag, welcher sich bei Anwesenheit von Cholin früher oder später in die charakteristischen Florenz'schen Kriställchen umwandelte.

Es ist sehr ratsam, beim Anstellen dieser Probe das Präparat

anfangs ruhig stehen zu lassen, damit sich die Kriställchen besonders dort, wo wenig Cholin zugegen ist, gut ausbilden können.

Die Florenz'schen Kriställchen, besonders die kleinen, zeichnen sich durch eine grosse Labilität aus und zerfließen bald und das umsomehr, wenn auf das Gläschen ein Stoß verübt wird.

In gleicher Weise, wie mit Säuren, behandelten wir die Chlorophyllpasta auch mit 10prozentigem Ammoniak und 10prozentiger Kalilauge. In der Probe, welche wir mit Ammoniak aufgestellt haben, konnten wir nach 14 Tagen unter dem Mikroskope folgende Gebilde beobachten:

1. Außerordentlich große, auffallend blaßgrünlich gefärbte, wenig lichtbrechende Tropfen, welche am Rande manchmal deutliche Schichtung zeigten;
2. kleinere kompaktere Fett-Tröpfchen von olivgrün bis braungrüner Farbe (Tafel III, Abbildung 10);
3. braungelb gefärbte Schollen (Tafel III, Abbildung 11);
4. vereinzelte dünne, gebogene, zu Büscheln geformte Fettsäurenadeln und
5. kleinere oder größere Gruppen von Sphaeriten, welche deutlich radial angeordnete Kriställchen zeigen und manchmal auch eine Schichtung aufweisen (Tafel III, Abbildung 12).

Die Verseifung des Chlorophylls geht also mit Ammoniak ungemein rasch vor sich.

In der Probe, welche wir mit 10prozentiger Kalilauge angestellt haben, konnten wir unter dem Mikroskope beobachten, daß die Verseifung weit nicht so rasch vor sich ging wie bei Ammoniak, denn wir konnten in der Probe sehr schöne Myelintröpfchen finden.

Nach Zusatz von starker Jodjodkalilösung zu der mit Kalilauge angesetzten Probe, welche bereits einige Tage alt war, bildete sich zuerst ein schleierförmiger Niederschlag, dann erfolgte eine Tröpfchenbildung und erst nach einigen Minuten erfolgte vom Rande des Gläschens aus die Bildung von überaus kleinen, aber ungemein charakteristischen Kriställchen der Cholinverbindung.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die untersuchte Chlorophyllpasta ein ganz analoges Verhalten zeigt wie diejenigen Roh-Extrakte, welche die Phosphatide enthalten. Das Rohphytol, das aus dem Präparate gewonnen wurde, verhielt sich gegen Jodlösung und Farbstofflösungen ähnlich wie die ungesättigten Fettsäuren, so daß eine Unterscheidung nicht möglich war.

## IV. Chemische Zusammensetzung des Chlorophylls aus der Blattsubstanz verschiedenartiger Pflanzen.

Extraktion mittels Äther.

### I. Galeopsis versicolor.

Es wurden im Mai 1911 zuerst Versuche mit der Extraktion von Chlorophyll mittels Äther ausgeführt, um anorganische Salze, vornehmlich Phosphate, womöglich auszuschließen.

1,5 kg Blattsubstanz von *Galeopsis versicolor* wurden unter Zusatz von 50 g Kalziumkarbonat zwecks Neutralisierung der freien Säuren gemahlen, sodann zweimal mit je 2 l Äther extrahiert und ausgepreßt. Beide Extrakte wurden vereint filtriert und sodann ein Teil des Äthers überdestilliert. Die Farbe der Lösung war prachtvoll grün. Die Lösung wurde mit dem gleichen Volumen Alkohol vermischt, durch Wasser die Entmischung herbeigeführt, der Alkohol dann nochmals mit Wasser aus der Ätherlösung ausgeschüttelt, sodann die Ätherlösung konzentriert und zuletzt in einer Platinschale im Vakuum eingedampft und getrocknet.

Das Chlorophyllpräparat a bildete zum Teil grünschwarze Flocken. In der Trockensubstanz waren 1,79 % Asche enthalten.

Präparat b: Die ausgepreßten Reste des Blattpulvers wurden noch zweimal mit je 2 l Äther extrahiert, der Extrakt filtriert, konzentriert und mittels Alkohol wie beschrieben gereinigt. Die Ätherlösung wurde aber mittels Chlorkalzium getrocknet. Die Analysenresultate dieser Präparate auf Trockensubstanz berechnet waren folgende:

Tabelle VIII.

| Präparat | Asche % | $P_2O_5$ % | Organische Stoffe % | Stickstoff bestimmt nach Kjelldahl % | Phäophorbin aus dem Stickstoff berechnet % |
|---|---|---|---|---|---|
| a | 1,79 | 0,67 | 97,54 | 1,66 | 17,6 |
| b | 6,45 | 0,58 | 92,97 | 2,31 | 24,5 |
| c | 1,62 | 0,74 | 97,64 | 1,40 | 14,9 |

Der bedeutende Aschengehalt des zweiten Präparates ist auf Chlorkalzium zurückzuführen, was durch mikrochemische Analyse der Asche bestätigt wurde. Die Phosphorsäure wurde jedoch durch das Chlorkalzium nicht entfernt. Die Stickstoffbestimmungen wurden nach der Methode Kjelldahl ausgeführt. Wie wir uns aber überzeugt haben, läßt sich durch diese Methode im Chlorophyll der Stickstoff nicht exakt bestimmen.

Präparat c. Zur Kontrolle wurden 1,8 kg Blattsubstanz dreimal mit je 2 l Äther extrahiert, der ätherische Extrakt mittels Wasser ausgeschüttelt und konzentriert. Sodann wurde die Lösung mit Alkohol verdünnt mit Petroleumäther vermischt, mittels Wasser entmischt und ausgeschüttelt. Nach der Filtration und dem Trocknen mittels Chlorkalzium wurde die filtrierte Lösung eingedampft und im Vakuum getrocknet.

In diesem Präparat wurde der Stickstoff nach Dumas bestimmt. Dem gefundenen Stickstoffgehalt von 1,40 % entsprechen 14,9 % Phäophorbin. Durch Verseifung wurden gefunden:

| | % |
|---|---|
| Phäophorbin | 18,25 |
| Phytol | 45,90 |
| Glyceridrest | 35,11 |
| $P_2O_5$ | 0,74 |

Die Ätherextraktion ergibt somit nichtphosphorfreie Substanz, sondern es werden Phosphatide und Glyceride entweder in Bindung mit dem Chlorophyllfarbstoff oder zugemischt mitgelöst und lassen sich durch die Entmischung der Ätheralkohollösung nicht entfernen.

Ein Jahr später, im Juli 1912, wurden 5 kg reine Blattsubstanz von *Galeopsis versicolor* zweimal mit Äther extrahiert, die Lösung filtriert, mittels Natriumsulphat entwässert und nach nochmaliger Filtration konzentriert. Der letzte Rest des Äthers wurde frei an der Luft verdunsten gelassen. Es schieden sich dunkelgrüne Körnchen ab, die abgesaugt wurden; von neuem in Äther gelöst, schieden sich beim Verdunsten wieder weiche Körnchen aus, die nach dem Absaugen beim Verdunsten des Äthers hart wurden. Die Körnchen waren blauschwarz, zeigten keine Kristallform, doch war die Substanz einheitlich, frei von Carotenen und anderen gelben Stoffen und mit grüner Farbe in Äther löslich. Dieselbe enthielt 2,26 % Asche. In der aschenfreien Trockensubstanz wurden 0,79 % Phosphorsäureanhydrid gefunden.

Die Elementaranalyse ergab folgende Resultate:

a) 0,1571 g des Präparates lieferten beim Verbrennen 0,3675 g Kohlendioxyd und 0,1019 g Wasser.
b) 0,1945 g der Substanz verbrannten zu 0,4549 g Kohlendioxyd und 0,1244 g Wasser.
c) 0,1919 g der Substanz ergaben 9,20 ccm Stickstoff bei 741 mm Druck und 20,2 ° C. Dies entspricht 5,63 % Stickstoff.
d) 0,2340 g Substanz lieferten 11,02 ccm Stickstoff bei 737 mm Druck und 18,2° C, somit 5,39 % Stickstoff.

Die Analysenresultate auf aschenfreie Trockensubstanz berechnet, sind somit folgende:

| | % | % |
|---|---|---|
| C | 65,31 | 65,24 |
| H | 7,44 | 7,34 |
| N | 5,39 | 5,63 |
| O | 21,07 | 21,00 |
| $P_2O_5$ | 0,79 | 0,79 |

Der Phäophorbingehalt berechnet sich aus dem durchschnittlichen Stickstoffgehalt = 60,96 %.

Sodann wurde durch Hydrolyse der Phytol- und Phäophorbingehalt bestimmt.

Die Verseifung ergab auf aschenfreie Substanz berechnet folgende Zusammensetzung:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 11,34 |
| Phäophorbin | 58,49 |
| Glyzeridrest | 29,38 |
| Phosphorsäureanhydrid | 0,79 |

Der Glyzeridrest ist sauerstoffreich; freilich ist in der betreffenden Sauerstoffmenge auch die Summe der Analysenfehler enthalten. Jedenfalls ist das beschriebene und analysierte Präparat

jenem ähnlich, welches von Hoppe-Seyler, Gautier und Stoklasa-Brdlik dargestellt wurde und ebenfalls Phosphorglyceride enthielt.

Tabelle IX.

| | Durchschnitt der Analysen % | Phytol % | Phäophorbin % | Glyceridrest % | Glyceridrest auf 100 % berechnet. % |
|---|---|---|---|---|---|
| C | 65,28 | 9,18 | 40,16 | 15,94 | 54,27 |
| H | 7,39 | 1,54 | 3,38 | 2,47 | 8,40 |
| O | 21,03 | 0,62 | 9,44 | 10,97 | 37,33 |
| N | 5,51 | — | 5,51 | — | — |
| $P_2O_5$ | 0,79 | — | — | 0,79 | — |
| | 100.00 | 11,34 | 58,49 | 30,17 | 100,— |

Extraktion mittels Alkohol.

Für die folgenden Versuche wählten wir die von Willstätter angewandte alkoholische Extraktion, verbunden mit der Entmischung von Petroleumäther und Ätherlösungen, sowie mit der Fällung von Phäophytin mittels Oxalsäure.

## II. Versuche mit Lathyrus odoratus.

Es wurde 1 kg reine Blattsubstanz von *Lathyrus odoratus* unter Zusatz von Calciumkarbonat gemahlen, mit 1½ l Alkohol übergossen und nach etwa ¼ Stunde abtropfen gelassen, filtriert, mit einem gleichen Volumen (1 Liter) Petroleumäther vermischt und durch Zusatz von 280 ccm Wasser entmischt. Die alkoholische Lösung wurde nach der Trennung von der petrolätherischen Lösung noch einmal mit ½ Liter Petroläther ausgeschüttelt; derselbe färbte sich jedoch nur sehr schwach grün. Beide Lösungen wurden vereint, mit Wasser unter Zusatz von Kochsalzlösung ausgeschüttelt, filtriert und der Äther abdestilliert. Die letzten Reste des Lösungsmittels wurden im Vakuum vertrieben. In diesem Präparate, und zwar in der Trockensubstanz, wurde der Phosphorsäuregehalt bestimmt und betrug 2,14 %.

Die alkoholische Lösung wurde dann mittels Äther extrahiert, der Äther mit Wasser ausgeschüttelt und sodann die Lösung eingedampft. Der letzte Rest des Chlorophylls wurde mittels Oxalsäurelösung gefällt, abfiltriert, mit Wasser gewaschen, sodann in Äther gelöst und in einer Schale eingedampft.

Da die Substanzmenge nur gering war, wurde bloß der Phosphorsäureanhydridgehalt bestimmt, wovon nur Spuren vorhanden waren. Wichtig für die gegebene Frage, ob neben Phäophytin noch andere organische Stoffe am Aufbaue des Chlorophylls beteiligt sind, war die Ätherlösung, da durch den Petroleumäther etwa vorhandene Pflanzenfette, sowie freies Phytol zum größten Teile aufgenommen worden sein dürften.

Die ätherische Lösung lieferte nach dem Eindampfen im Sonnenlichte einen dunkelgrünen Syrup, aus welchem die Reste

des Alkohols und Wassers im Vakuum bei 100° C entfernt wurden. Das Präparat war dunkelgrün und mit grüner Farbe löslich, bräunte sich jedoch durch Hydrolyse und Oxydation beim Trocknen immer mehr. Die hier gemachte Erfahrung zeigt, daß es nicht notwendig ist, das Chlorophyll bei der Gewinnung vor Licht zu schützen, eher das Gegenteil ist der Fall. In 0,2317 g Substanz, in der 0,2164 g organischer Substanz enthalten war, wurde der Stickstoff bestimmt. Es wurden bei 20° C und 731 mm Druck 3,4 ccm Stickstoff gefunden. Sodann wurden durch Verseifung auch das Phytol und die Phytochlorine bestimmt. Die folgenden Resultate der Analyse sind alle auf reine organische Substanz berechnet.

Tabelle X.

| | In der Trockensubstanz waren enthalten in % | | In aschefreier Trockensubstanz waren enthalten in % |
|---|---|---|---|
| Asche | 1,52 | Phytol | 22,94 |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,34 | Phäophorbin | 21,55 |
| Stickstoff nach Kjelldahl | 2,05 | Glyceridrest | 54,15 |
| Stickstoff nach Dumas | 1,94 | Phosphorsäureanhydrid | 1,36 |

Trotzdem bei der Darstellung dieses Präparates rasch gearbeitet wurde, ist der Phytolgehalt geringer als 33 % und auch der Phäophorbingehalt entspricht nicht dem Verhältnis Phytol: Phäophorbin = 1 : 2, wie es im Phäophytin gefunden wurde. Das Resultat weist außerdem darauf hin, daß eine Trennung des Chlorophyllfarbstoffes von den Phosphatiden nicht stattgefunden, aber eine engere Bindung zwischen beiden Bestandteilen wohl vorhanden ist, wie Hoppe-Seyler, Gautier und Stoklasa angenommen haben.

## III. **Versuche mit Urtica urens.**

1. Es wurden 4,5 kg reiner Blattsubstanz von *Urtica urens,* die an einem schönen Tage gesammelt wurden, mit Magnesia gemahlen, mit 4,5 Liter Alkohol übergossen, nach 5 Tagen der Extrakt abgegossen und zum Teil ausgepreßt. Das Filtrat wurde mit Petroleumäther vermischt und mittels Wasser entmischt. Die Petroleumätherlösung wurde mit Chlorkalzium getrocknet und nach der Filtration eingedampft. Erhalten wurden 2,4 g Chlorophyll A.

Sodann wurde die Chlorophyll-Lösung mit 3 Liter Äther vermischt und durch Wasser unter Kochsalzlösungzusatz entmischt. Der Äther wurde mit Wasser ausgeschüttelt, dann mit Chlorkalzium getrocknet und eingedampft. Es krystallisierte keine Substanz aus, sondern es bildeten sich nur Tropfenkonglomerate. Gewonnen wurden 4,7 g Chlorophyll B, welches hauptsächlich zur Aschenanalyse verwendet wurde. Die Präparate enthielten in der aschenfreien Substanz:

| | | % | | % |
|---|---|---|---|---|
| A. | Phytol | 51,93 | B. | 7,07 |
| | Phäophorbin | 25,98 | | |
| | Rest | 21,66 | | |
| | Phosphorsäureanhydrid | 0,43 | | |

Es ist somit eine Phytolabspaltung eingetreten.

2. Es wurden 3 kg Blätter von *Urtica urens* mit Kalziumkarbonat gemischt und gemahlen und mit 4 Liter Alkohol übergossen. Am zweiten Tage wurde der Extrakt an der Pumpe abgesaugt und das Filtrat (3 Liter) mit 2 Liter Petroleumäther vermischt und durch Wasserzusatz (300 ccm) entmischt. Nach einem zweiten Vermischen mit Alkohol und Entmischen mit Wasser wurde mit Chlorkalzium entwässert, filtriert und eingedampft. Gewonnen wurden 2,2 g Chlorophyll. Der Aschengehalt betrug 3,61 % in der Trockensubstanz. Der Stickstoffgehalt wurde durch Verbrennen von 0,1480 g Substanz (0,1424 g aschenfreier Substanz) ermittelt. Die Bestimmung ergab bei 18° C und 731 mm Druck 2,4 ccm Gas, was 1,60 % Stickstoff und 16,98 % Phäophorbin entspricht.

In aschefreier Trockensubstanz wurden durch Hydrolyse gefunden:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 23,30 |
| Phäophorbin | 17,93 |
| Glyceridrest | 57,76 |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,01 |

Es wurde somit weder der Glyceridrest noch das Phosphorsäureanhydrid entfernt. An Fettsäuren wurden 0,1484 g, das sind 40 %, gewonnen. Das Öl hatte einen Geruch nach Leinöl.

0,1003 g des Öls wurden auf das Schiffchen gebracht und in einem Exsikkator aufbewahrt. Nach einer Woche war das Gewicht auf 0,1028 g gestiegen, wahrscheinlich durch Sauerstoffaufnahme. Durch die Elementaranalyse resultierten 0,2569 g $CO_2$ und 0,0983 g $H_2O$. Dies entspricht:

| | Ursprüngliche Substanz | Oxydierte Substanz |
|---|---|---|
| | % | % |
| C | 70,43 | 68,73 |
| H | 10,89 | 10,63 |
| O | 18,68 | 20,68 |

Die Theorie verlangt für:

| | Linolsäure | Ölsäure | Oxystearinsäure |
|---|---|---|---|
| | % | % | % |
| C | 77,07 | 76,51 | 68,72 |
| H | 11,53 | 12,16 | 10,92 |
| O | 11,40 | 11,33 | 20,36 |

Diese Zusammensetzung entspricht somit einer Oxysäure, wahrscheinlich einer Oxystearinsäure. Für eine Reinigung und

Identifikation reichte das Material nicht aus. Auch ist noch eine zweite Eventualität zu erwägen, nämlich die Bildung von Peroxydsäuren durch Addition von Sauerstoff an Stelle der Doppelbindungen, analog den Säure-Ozoniden.

## IV. **Versuche mit Triticum vulgare.**

### Aus frischem Material.

Es wurden im Herbst 14 kg Blätter von Winterweizen mit 15 Liter Alkohol rasch extrahiert und der Extrakt ausgepreßt. Nach der Filtration wurde der Extrakt mit dem gleichen Volumen Petroleumäther vermischt und durch Wasserzusatz und Kochsalzlösung entmischt. Sodann wurde nach der Trennung beider Schichten die Petroleumätherlösung filtriert und durch Abdestillieren auf das Volumen von 2 Liter reduziert. Es schieden sich über Nacht etwas gelbe Carotenkristalle ab, die abfiltriert wurden. Dann wurde die Chlorophyll-Lösung mit dem gleichen Volumen Alkohol verdünnt und durch Wasser entmischt. Die Alkohol-Lösung war nur schwach gelblich gefärbt. Nach dem Entwässern mittels Chlorkalzium und neuer Filtration wurde die Lösung zuletzt im Vakuum bis zur Gewichtskonstanz eingedampft. Es wurden 15 g Chlorophyll mit einem Aschengehalt von 7,21 % gewonnen. Das Präparat hatte beim vollständigen Trocknen eine olivgrüne Färbung angenommen. (Präparat A.)

Aus der Alkohol-Lösung wurde ein zweiter Anteil von Chlorophyll mittels Äther ausgeschüttelt und durch Wasserzusatz die Entmischung herbeigeführt. Die Ätherlösung wurde mit Wasser ausgeschüttelt, mittels Chlorkalzium und dann mit Natriumsulphat entwässert und eingedampft. Da das Präparat sehr aschenreich war, wurde es in wasserfreiem Äther gelöst, die ungelösten Salze abfiltriert, die Lösung von neuem eingedampft und zuletzt im Vakuum bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Trotzdem war das Präparat sehr aschenreich und besaß eine olivgrüne Färbung. (Präparat B.)

### Analyse des Präparates A.

Es wurden 4,3610 g (3,709 g aschenfreier) Substanz mit methylalkoholischem Kali verseift und 0,7204 g Phytol, 0,4513 g Phytochlorine und 2,464 g Fettsäuren erhalten. Zur Kontrolle wurde eine zweite Verseifung sowie die Stickstoffbestimmung ausgeführt. 0,8076 g Substanz, in welchen 0,7494 g aschenfreier Trockensubstanz enthalten waren, wurde mittels viel Kupferoxyd in beschriebener Weise verbrannt und lieferten bei 732 mm Druck und 8° C. 8,50 ccm Stickstoff. In Prozenten ausgedrückt, entspricht dies 1,32 % Stickstoff. Die gefundene Stickstoffmenge wurde auf Phäophorbin berechnet und beträgt 14,02 %.

Die Analysenresultate waren folgende:

| | I. Bestimmung % | II. Bestimmung % |
|---|---|---|
| Phytol | 19,42 | 19,66 |
| Phäophorbin | 12,17 | 14,77 |
| Fettsäuren | 66,93 | 64,09 |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,48 | 1,48 |

Es enthielt also auch dieses Präparat große Mengen an Glyceriden und Phosphatiden. Ob dieselben eine feste Lösung oder eine Verbindung mit dem Phäophorbin bezw. Phäophytin bilden, läßt sich schwer entscheiden. Die Eigenschaft, große Mengen von Chlorkalzium aufzunehmen, teilt die Substanz mit anderen Phosphatiden (Lecithinen).

## Identifikation der Fettsäuren.

Aus 1,064 g Fettsäuren wurde durch Filtration in alkoholischer Ätherlösung das Natronsalz dargestellt und sodann das Silbersalz abgeschieden, filtriert, gewaschen und getrocknet. Erhalten wurden 0,45 g Silbersalz. Beim Verbrennen im Quarztiegel ergaben 0,1224 g Salz 0,0351 g oder 28,6 % Silber, woraus sich das Molekulargewicht der Säure M. = 270 berechnet. Zur Kontrolle wurde das Salz noch einmal mit Wasser gewaschen und dann im Vakuum getrocknet. Es ging ein Teil der Säure durch Hydrolyse verloren. Die Elementaranalyse des Silbersalzes ergab aus 0,1491 g Salz 0,2497 g Kohlendioxyd und 0,1011 g Wasser, neben 0,0455 g Silber. Die Zusammensetzung des Salzes, sowie der darin enthaltenen fraglichen Säure war also nachstehende:

| | Salz % | Säure % |
|---|---|---|
| C | 45,67 | 67,36 |
| H | 7,53 | 11,11 |
| O | 16,98 | 21,53 |
| Ag | 29,82 | —,— |

Es wurden 0,2346 g des Silbersalzes in Eisessig gelöst, sodann mit feingeriebenem Bromkalium versetzt und dann nach der Methode von Jos. Hanuš[1]) mittels Jodmonobromid, Eisessiglösung und Rücktitration mittels Thiosulfatlösung die Jodzahl bestimmt. Es wurden nur 0,0334 g d. i. 15,06 % Jod gebunden, was 1,93 % Hydroxylsauerstoff und 0,09 % Wasserstoff entsprechen würde. Rechnet man auch diese Sauerstoff- und Wasserstoffmenge mit, so folgt für die Säure die in der folgenden Tabelle angeführte Zusammensetzung. Dabei wird vorausgesetzt, daß es sich um eine Oxysäure R. $(OH)_2$ und nicht bloß um ein Säuredioxyd R : $O_2$· handelt.

---

[1]) Josef Hanuš, Zeitschrift f. Untersuchungen der Nahrungs- und Genußmittel, 1901, 4, 913.

| | Aus der Analyse berechnet | Theorie für Dioxypalmitinsäure $C_{16}H_{32}O_4$ |
|---|---|---|
| C | 66,03 % | 66,59 % |
| H | 10,99 % | 11,20 % |
| O | 22,98 % | 22,21 % |

Diese elementare Zusammensetzung der Säure liegt jener der Dioxypalmitinsäure, deren Molekulargewicht 288 ist, nahe, und auch das früher bestimmte Molekulargewicht 270 steht — weil die Säure nicht vollständig oxydiert war — mit dieser Annahme nicht im Widerspruch; doch soll damit nicht behauptet werden, daß die Palmitinsäure direkt schon ein Bestandteil des Chlorophylls sein müßte, denn es ist bekannt, daß ungesättigte Säuren, zum Beispiel die Ölsäure, durch Kochen mit alkoholischen Laugen in Isoölsäure vom Schmelzpunkte 44° bis 45° übergeht und durch Oxydation eine Dioxystearinsäure vom Schmelzpunkte 78° und der Zusammensetzung $C_{18}H_{36}O_4$ liefert. Außerdem spaltet sich die Isoölsäure beim Schmelzen mit Kali in Essigsäure und Palmitinsäure. Wie sich bei der Verseifung mit konzentrierter alkoholischer Kalilauge die Linolsäure und andere ungesättigte Säuren verhalten, ist derzeit noch nicht untersucht worden und ebensowenig sind auch die Oxyde der Linolsäure $R : O_2$ näher bekannt.

Ohne Zweifel haben wir es im Glyceridrest mit einer ungesättigten und einer Oxysäure zu tun und es scheint, daß die ungesättigten Säuren dieselbe Rolle wie das Phytol spielen, indem sie die Sauerstoffpotentialdifferenz zwischen der Kohlensäure und dem Formaldehyd in Stufen zerlegen und die Reduktion erleichtern.

### Hydrolyse mittels alkoholischer Salzsäure:

1,196 g Chlorophyll (1,017 g aschenfreier Substanz) wurden mit 30 ccm 4prozentiger methylalkoholischer Salzsäure 2 Stunden erwärmt; nach dem Verdünnen mit Wasser wurde filtriert, das Phytol und die Fettsäuren mit Petroleumäther extrahiert, die wässerige Lösung mit 1/2 g Blutkohle entfärbt und sodann das Cholin nach der Methode von V. Staněk[1]) durch das Jodjodkalium abgeschieden, filtriert und nach der Methode von Kjelldahl in Ammoniak übergeführt; es wurden 0,00055 g Stickstoff, was 0,0047 g Cholin entspricht, gefunden. Die Menge des Cholins, das sich bei der alkalischen Verseifung durch den Geruch des entstehenden Trimethylamins verriet, wäre also 0,46 %. Falls es sich um ein Lecithin handelt, so entsprächen dieser Menge 0,27 % Phosphorsäureanhydrid, während tatsächlich 1,48 % gefunden wurden. Wir schließen daraus, daß der größte Teil des Phosphorpentoxyds direkt an das Phäophytin gebunden ist.

---

[1]) V. Staněk, Über die quantitative Trennung von Cholin und Betain. (Hoppe-Seylers Zeitschrift für physiol. Chemie, Bd. XLVII, Heft 1, 1906.)

## Abspaltung von Phäophytin.

Von großem Interesse für die Kenntnis der Bindung der einzelnen Bestandteile des Chlorophylls war der Versuch einer Abspaltung von Phäophytin durch Oxalsäure, in alkoholischer Lösung. Es wurden 1,71 g des Präparates A in 200 ccm Alkohol gelöst, die Lösung filtriert und 2 g Oxalsäure, in 20 ccm heißem Wasser gelöst, zugesetzt. Es schied sich das Phäophytin in schwarzbraunen Flocken ab, die abfiltriert und gewaschen wurden. Sodann wurde das Phäophytin mittelst Petroleumäthers gelöst, die filtrierte Lösung in einer Platinschale eingedampft und im Vakuum getrocknet. Das alkoholische Filtrat, das die Glyzeride enthielt, wurde mittels Petroleumäthers ausgeschüttelt, die Äther-Lösung mit Blutkohle entfärbt, dann der Äther vertrieben und die Substanz bis zur Gewichtskonstanz im Vakuum getrocknet.

In der so erhaltenen Substanz wurde nur Phosphorpentoxyd durch Verbrennen mittels Salpeter-Natron-Soda und durch Abscheiden als Phosphormolybdat bestimmt. Es wurden 1,23 % Phosphorsäureanhydrid gefunden, welche an Glyceridreste gebunden sind. Von Phäophytin wurden 0,259 g mit 1,37 % Asche erhalten, während die Menge der Phosphatide 0,6688 g betrug. Die Menge des Phäophytins beträgt also beiläufig 18 %, was mit dem analytisch gefundenen Mittel der Phäophorbinmenge 13,5 % (S. 204) ziemlich übereinstimmt. Bei der Hydrolyse ergaben 0,1525 g (aschefreier) Substanz 0,0429 g Phytol und 0,0931 g Phytochlorine. Die Resultate waren also folgende:

Tabelle XI.

| | Phäophytin | Phosphatide | |
|---|---|---|---|
| Phytol | 28,13 % | Glyceride | 98,77 % |
| Phäophorbin | 61,05 % | $P_2O_5$ | 1,23 % |
| Glyceridrest | 10,82 % | | — |

Das Phäophytin war also durch ca. 11 % Glyzeride verunreinigt. Dies dürfte in größerem oder geringerem Maße wohl auch bei manchen von Willstätter und Oppé (Liebigs Annalen 378, 1) analysierten Phäophytinpräparaten der Fall gewesen sein; der Phytolgehalt von 28 % liegt dem theoretischen Gehalt von 33 % ziemlich nahe.

## Elementaranalyse des Präparates A.

0,2178 g (0,2021 g aschefreier Trockensubstanz ergaben 0,5252 g Kohlendioxyd und 0,1927 g Wasser, somit wies die aschenfreie Substanz folgende Zusammensetzung auf:

Tabelle XII.

| | Analytische Resultate | Phytol | Phäophorbin | Differenz | Glyceridrest auf 100 % berechnet |
|---|---|---|---|---|---|
| C | 70,82 % | 15,73 % | 8,36 % | 46,73 % | 69,99 % |
| H | 10,59 % | 2,64 % | 0,70 % | 7,25 % | 10,86 % |
| O | 15,79 % | 1,05 % | 1,96 % | 12,78 % | 19,15 % |
| N | 1,32 % | — | 1,15 % | — | — |
| $P_2O_5$ | 1,48 % | — | — | 1,48 % | — |
| | 100,— % | 19,42 % | 12,17 % | 68,24 % | 100,— % |

Aus der Zusammensetzung des Glyceridrestes in der letzten Kolonne läßt sich auf die Gegenwart einer Oxysäure schließen.

## Präparat B.

Dasselbe enthielt 12,12 % Asche und die alkoholische Hydrolyse ergab auf aschenfreie Substanz berechnet:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 5,54 |
| Phäophorbin | 12,13 |
| Glyceridrest | 81,19 |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,14 |

Es sind also auch in diesem Falle die Fettanteile nicht in den Petroleumäther übergegangen, sondern ein großer Teil blieb in der alkoholischen Lösung und ging dann in Äther über.

Sodann wurde durch Verbrennen von 0,2077 g (aschefreier) Substanz der Stickstoff bestimmt und hievon bei 18° C. und 744,5 mm Druck 1,90 ccm gefunden, was 1,03 % Stickstoff und 10,96 % Phäophorbin entspricht.

Bei der Phytolbestimmung wurden die Methylalkoholdämpfe — es wurden 30 ccm Methylalkohollauge auf 1,5603 gr (1,371 g aschefreier) Substanz verwendet — in $\frac{\text{norm}}{5}$ Salzsäure geleitet und das Trimethylamin aufgefangen. Es wurden 0,00027 g Stickstoff, gleich 0,16 % Cholin gefunden. Es enthielt also auch dieses Präparat eine geringe Menge von Lecithin zugemischt.

## Weitere Versuche mit Triticum vulgare.

Ein Teil der Ernte wurde an der Luft getrocknet und dann mittels Alkohol und Aceton extrahiert.

### A. Alkoholextraktion.

0,9 kg reine Blattsubstanz von Weizen wurden gemahlen und im Perkolator mit 4 Liter Alkohol extrahiert; von der filtrierten Lösung wurde aus 1 Liter Lösung durch Oxalsäure das Phäophytin abgeschieden, filtriert, mit verdünntem Alkohol gewaschen, dann

mittels Petroleumäther gelöst, filtriert, in einer Platinschale eingedampft und im Vakuum getrocknet.

Das Produkt war fast aschenfrei und von folgender Zusammensetzung:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 27,50 |
| Phäophorbin | 16,52 |
| Rest | 55,98 |

Das Präparat enthielt also trotz der Fällung mittels Oxalsäure bedeutende Mengen von Glyceriden. Dieselben sind somit während der Alkoholextraktion nicht abgespalten worden.

Aus dem Reste der Lösung wurde das Chlorophyll portionsweise durch zweimal je 1/2 Liter Petroleumäther aufgenommen in der Absicht, die Menge der zugemischten Glyceride zu beschränken. Die durch Entmischen gewonnene Petroleumätherlösung (ca. 1 Liter) wurde dreimal mit je 1/2 Liter Alkohol vermischt und durch Wasserzusatz die Entmischung bewirkt. Die dritte Alkohollösung war nicht mehr gelb gefärbt. Nach dem Ausschütteln mit verdünnter Kochsalzlösung wurde filtriert und der Petroleumäther abdestilliert. Erhalten wurden 1,4 g Chlorophyll mit 0,56 % Asche und 3,51 % Phosphorsäureanhydrid.

Die Verseifung von 0,7195 g Substanz ergab 0,1414 g Rohphytol, in welchen durch Titration in Alkoholätherlösung auf Phenolphtalein 0,0162 gr Oxysäure[1]) und 0,0956 g Phytochlorin bestimmt wurde.

Es ist also die Zusammensetzung auf aschenfreie Substanz berechnet folgende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 17,48 |
| Phäophorbin | 10,56 |
| Glyceridrest | 68,45 |
| Phosphorsäureanhydrid | 3,51 |

Die Menge von Phosphatiden hat also bei der beschriebenen Arbeitsweise zugenommen, eine Entfernung derselben sowie der Glyceride gelang nicht. In Äther war das Produkt zum Unterschied von Phäophytin löslich.

## B. **Acetonextraktion.**

Während bis dahin die Extraktion mittels Alkohol ausgeführt wurde, unternahmen wir den Versuch durch Extrahieren mittels Aceton, um einerseits die Lecithine auszuschließen, andererseits die gelöste Fettmenge herabzudrücken. Das Chlorophyll ist in Aceton leicht löslich, doch wird das Aceton bei der Entmischung von Petroleumäther in bedeutender Menge zurückgehalten.

Es wurden 0,9 kg getrockneter Blattsubstanz von Weizen mit 3 Liter Aceton übergossen und der Extrakt nach der Filtration

---

[1]) Dies wurde bei allen späteren Versuchen ausgeführt.

fraktionsweise mit zweimal je $^1/_2$ Liter Petroleumäther vermischt und durch 100 ccm Wasser die Entmischung herbeigeführt. Die Petroleumätherlösung wurde dann dreimal mit je $^1/_2$ Liter Alkohol vermischt und unter Zusatz von etwas konzentrierter Kochsalzlösung durch Wasser entmischt. Zuletzt wurde die Lösung mit destilliertem Wasser ausgeschüttelt, filtriert, abdestilliert und zuletzt im Vakuum getrocknet.

Das Präparat hatte eine olivgrüne Farbe, war wachsartig, ätherlöslich und enthielt 0,20% Asche.

Die Zusammensetzung des Präparates war nachstehende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 26,31 |
| Phäophorbin | 30,01 |
| Säurerest | 41,54 |
| Phosphorsäureanhydrid | 2,14 |

Bei der Verseifung machte sich kein Geruch nach Trimethylamin bemerkbar, das Präparat war also frei von Lecithin, und dieses ist somit kein integrierender Bestandteil des Chlorophylls der Pflanze, sondern nur accesorisch zugemischt, doch könnte ein genetischer Zusammenhang zwischen Chlorophyll und Lecithin vorhanden sein. Das Phytol enthielt etwas Oxysäure, deren Menge 0,0216 g von dem Gewicht des Phytols abgezogen worden ist.

Von den Oxysäuren wurden 28,3% gewonnen und bei der Filtration 2,6 ccm $\frac{n}{5}$ NaOH auf 0,1773 g verbraucht, woraus sich das Molekulargewicht 305 bedeutend größer als früher berechnete. Auch in diesem Falle wurde ein bedeutender Gehalt an Phosphatiden gefunden.

Die Elementaranalyse ergab von 0,1643 g Substanz 0,4118 g Kohlendioxyd und 0,1680 g Wasser, was 68,48% Kohlenstoff und 11,39% Wasserstoff entspricht. Das Präparat war frei von Carotenen.

## Versuch einer Reinigung des Präparates a.

Da sich in der Masse mit der Zeit feste Flocken bildeten, wurde der Versuch gemacht, den flüssigen Anteil auf einem porösen Tonteller abzusaugen. Die Substanz wurde zweimal mit etwas Methylalkohol befeuchtet und nach dem Trocknen analysiert. Die Resultate waren folgende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 26,33 |
| Phäophorbin | 19,04 |
| Rest | 54,63 |

Es hatte somit die Phäophorbinmenge abgenommen.

Präparat b. Ein Teil des Präparates wurde in Chloroform gelöst, die Lösung filtriert und dann Alkohol zugesetzt. Es schied sich kein Phäophytin ab, sondern erst nach Zusatz von etwas Wasser bildeten sich braune Flocken, die abgesaugt und auf einem porösen Tonteller im Vakuum über Schwefelsäure getrocknet wurden. Die Zusammensetzung war folgende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 33,3 |
| Phäophorbin | 30,0 |
| Rest | 36,7 |

Auf diese Weise wurde demgemäß der Glyceridrest nicht entfernt und auch das Verhältnis zwischen Phytol und Phäophorbin entsprach nicht dem Verhältnisse 1 : 2. Die Verluste bei dieser Reinigungsweise waren sehr bedeutende und die gewonnene Menge der Substanz gering; sie betrug 0,1530 gr.

## Chlorophyll aus Gras, bestehend aus junger Vegetation von Lolium perenne, Poa pratensis, Lolium italicum.

4 kg frischen Grases wurden mit Kalziumkarbonat gemahlen, im Perkolator mit Aceton übergossen und während der Nacht abtropfen gelassen. Der Extrakt (3 Liter) wurde portionsweise zweimal in je $^1/_2$ Liter Petroleumäther aufgenommen und die Entmischung mittels Wasser und etwas Kochsalzlösung bewirkt. Sodann wurde die Petroleumätherlösung dreimal mit Alkohol gemischt und durch Wasser entmischt. Dadurch wurden die gelben und roten Stoffe vollständig entfernt — es zeigte sich am eingetauchten Fließpapierstreifen kein gelber Rand über dem grünen — dann wurde der Petroleumäther abdestilliert, im Vakuum bei 90° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Das Präparat von olivgrüner Farbe, die erst in der letzten Trocknungsperiode eintrat, enthielt 2,78 % Asche und hatte folgende Zusammensetzung:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 15,46 |
| Phäophorbin | 21,12 |
| Rest | 60,80 |
| Phosphorsäureanhydrid | 2,62 |

Die Stickstoffbestimmung ergab 3,8 ccm Stickstoff bei 733,5 mm Druck und 190° C, was 1,85 % Stickstoff oder 19,6 % Phäophorbin entspricht.

## Abscheidung von Phäophytin.

Der Versuch einer Abscheidung von Phäophytin mittels Oxalsäure aus der Acetonlösung lieferte ein Produkt in Flocken von brauner Farbe, die abgesaugt wurden, mit Aceton, welchem 20 % Wasser dem Volumen nach zugesetzt worden war, gewaschen und zuletzt in Petroleumäther aufgenommen wurden. Die Trockensubstanz enthielt 2,8 % Asche und

| | % |
|---|---|
| Phytol | 15,17 |
| Phäophorbin | 15,89 |
| Glyceridrest | 68,94 |

Somit läßt sich auch hier der Glyceridrest nicht von dem Phäophorbin abspalten, was darauf hinweist, daß die Phosphorsäure nicht am stickstoffhaltigen Radikal gebunden sein kann. Es liegt wahrscheinlich eine Esterbindung vor.

Die im Präparate enthaltenen Säuren wurden größtenteils mit Petroleumätherdämpfen flüchtig und ungesättigt. Der weniger flüchtige Rest, 48 %, erstarrte zu fester Substanz, welche nur 4,7 % Jod aufnahm, während die Gesamtsäure 26 % absorbierte.

Chlorophyll aus *Tanacetum vulgare* L.

Es wurden 3 kg Blattsubstanz von frischen, zur Mittagszeit bei vollem Sonnenlicht gesammelten Blättern mit Kalziumkarbonat gemahlen und mittels Aceton extrahiert. Das Chlorophyll wurde dann in Petroleumäther aufgenommen und dreimal mittels Alkohol rasch gereinigt. Die Entmischung wurde durch verdünnte Kochsalzlösung ausgeführt. Nach der Filtration wurde mit Natriumsulfat entwässert, sodann filtriert, der Petroleumäther abdestilliert und das Produkt im Vakuum bis zur Gewichtskonstanz bei 90° C. getrocknet. Es enthielt 1,41 % Asche und in aschenfreier Substanz:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 2,38 |
| Phäophorbin | 16,59 |
| Glyceridrest | 78,26 |
| Phosphorsäureanhydrid | 2,77 |

Der Phytolgehalt ist also ein sehr geringer, dafür der Glyzeridgehalt sehr bedeutend.

Die Elementaranalyse ergab bei 23,5° C. und 745 mm Druck aus 0,7089 g (0,6977 g aschenfreier) Substanz 8,6 ccm Stickstoff. Dies entspricht 1,36 % Stickstoff und 14,71 % Phäophorbin.

Ein Teil der Säuren wurde in Ätheralkohollösung mittels Kalihydratlösung titriert, das Silbersalz abgeschieden, abfiltriert und gewaschen, sodann auf einem Tonteller und zuletzt im Vakuum über Schwefelsäure getrocknet. Es färbte sich braun. Aus 0,0903 g des Salzes wurden 0,0289 g, das sind 32,01 %, Silber erhalten. Somit wäre das Molekulargewicht der Säure 230.

Die Säure war ungesättigt. 0,1973 g Säure absorbierten, nach der Methode von J. Hanuš bestimmt, 0,2733 g Jod; es ist also die Jodzahl 138,5. Diese Resultate, welche freilich nur annähernd sind, da eine Reinigung der Säure nicht vorgenommen werden konnte, entsprechen einer Säure $C_{14}H_{24}O_2$, deren Molekulargewicht 224 wäre und die eine den Sauerstoff depolarisierende und übertragende Rolle spielt, wie sie sonst wohl dem Phytol zukommt. Wir beabsichtigen diesen Fall noch näher in größerem Umfange zu studieren.

## Chlorophyll aus reiner Blattsubstanz von Waldahorn (Acer pseudoplatanus).

1. Es wurden 2 kg Ahornblätter am 9. Mai gesammelt, mittels Aceton extrahiert, das Chlorophyll portionsweise mit zweimal je

½ Liter Petroleumäther aufgenommen und die Entmischung mittels verdünnter Kochsalzlösung bewirkt. Der Petroleumätherextrakt wurde zweimal mit reinem Alkohol vermischt und entmischt. Die ursprünglich braungrüne Farbe der Lösung ging in reingrüne mit roter Fluoreszenz über. Der Extrakt wurde mit Wasser ausgeschüttelt, filtriert, durch schwefelsaures Natrium entwässert und dann der Petroleumäther zuletzt im Vakuum abdestilliert. Der Rückstand von öliger Beschaffenheit wurde im Vakuum bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Eine Probe im Schiffchen für die Elementaranalyse 3 Stunden, in einer von Wasserdampf umspielten evakuierten Röhre, nachgetrocknet, zeigte keinen Gewichtsverlust. Das Präparat war in Äther vollständig löslich und eine Trennung von Glyceriden von dem Phäophytin auf diese Weise nicht möglich. Der Aschengehalt betrug 2,28 % und die aschenfreie Trockensubstanz enthielt:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 15,64 |
| Phäophorbin | 11,64 |
| Glyceridrest | 70,53 |
| Phosphorsäureanhydrid | 2,19 |

Ein Geruch nach Trimethylamin wurde bei der Verseifung nicht beobachtet, somit war die Substanz lecithinfrei. Die Elementaranalyse ergab:

a) Bei der Stickstoffbestimmung 3,85 ccm Stickstoff bei 22° C. und 740 mm Druck aus 0,3403 g (0,3326 g aschefreier) Substanz. Dies entspricht 1,26 % Stickstoff, das sind 13,36 % Phäophorbin.

b) Die Kohlenstoff- und Wasserstoff-Bestimmung ergab beim Verbrennen von 0,2577 g (0,2518 g aschefreier) Substanz 0,6171 g Kohlendioxyd und 0,2014 g Wasser. Die Resultate sind also:

Tabelle XIII.

| | Elementare Zusammensetzung | Phytol % | Phäophorbin % | Glycerid % | Glycerid auf 100 % | $(C_{14}H_{24}O_2)_2$ $C_3H_5O$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| C | 66,05 % | 12,67 | 9,17 | 44,21 | 64,24 | 65,10 % |
| H | 8,89 % | 2,13 | 0,77 | 5,99 | 8,71 | 9,71 % |
| O | 21,61 % | 0,84 | 2,16 | 18,61 | 27,05 | 25,19 % |
| N | 1,26 % | — | 1,26 | — | — | — |
| $P_2O_5$ | 2,19 % | — | — | 2,19 | — | — |
| | 100,— % | 15,64 | 13,36 | 71,00 | 100,— | 100,— % |

Die Säuren sind ziemlich flüchtig, es wurden nur 44,8 % gewonnen. Ihr mittleres Molekulargewicht wurde durch Titration mittels Kalilauge in alkoholätherischer Lösung gleich 256 ermittelt. Das Silbersalz, welches ausfiel, ergab in 0,1015 g Salz 0,0313 g Silber, d. s. 30,84 %, woraus das Molekulargewicht 243 resultiert. Es könnte auch eine Multiplum sein, wenn es sich um eine mehrbasische Säure handelte, dem aber widerspricht die Flüchtigkeit der Säuren. Die Säure war nicht vollständig gesättigt, die Jod-

zahl wurde gleich 48,5 J. gefunden. Des Molekulargewicht entspricht etwa einer Säure $C_{14}H_{24}O_2$ = M. 224, deren Silbersalz 32,59 % Silber enthalten würde und die zum Teil als Oxyderivat vorhanden wäre. Es würde dies mit der Elementarzusammensetzung des Glyceridrestes ziemlich übereinstimmen. Vielleicht bieten diese Säuren in Gegenwart stickstoffliefernder Substanzen auch das Baumaterial für den Blattfarbstoff.

2. Aus 2 kg Ahornblätter, welche am 9. Juli gesammelt wurden, wurde das Chlorophyll in der gleichen Weise wie bereits geschildert, mittels Aceton extrahiert. Bei der zweiten Reinigung mittels Alkohol schied sich eine schwarze Substanz, welche die Entmischung verhinderte, aus. Dieselbe wurde, da deren Menge bedeutend war, abfiltriert. Die petroleumätherische Chlorophyll-Lösung wurde dann noch einmal mittels Alkohol gereinigt.

Aus dem Petroleumäther wurden nur 0,6828 g Substanz gewonnen. Die schwarze Substanz löste sich in Alkohol mit blaugrüner Farbe, wurde von Äther aufgenommen und nach dem Entwässern der Ätherlösung mittels Natriumsulfat durch Abdestilieren in festem Zustande erhalten. Die Menge dieses an Phäophorbin reichen Anteiles betrug 2,2846 g. Aus diesem Präparate wurden 16,5 % Fettsäuren gewonnen, welche die Jodzahl 65,9 aufwiesen. Die Analyse ergab auf aschenfreie Substanz berechnet:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 12,18 |
| Phäophorbin | 34,83 |
| Glyceridrest | 52,40 |
| Phosphorsäureanhydrid | 0,59 |

Der Anteil, welcher aus dem Petroleumäther durch Eindampfen gewonnen wurde, enthielt 3,76 % Asche und seine Zusammensetzung war folgende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 29,08 |
| Phäophorbin | 17,42 |
| Glyceridrest | 52,11 |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,39 |

Demnach ging das abgespaltene Phytol und die Phosphatidanteile in Petroleumäther über, doch trat keine vollständige Trennung des phosphatidhaltigen und freien Chlorophylls ein. Da das aus der Ätherlösung gewonnene Präparat Phytol und Phäophorbin in einem Verhältnis wie 26 : 74 enthält, so fand eine Abspaltung des Phytols statt. Berechnet man aus der Summe der Mengen beider Präparate den Phytolgehalt, so stellt sich derselbe, wie Willstätter und Oppé gefunden haben, gegenüber dem Phäophorbin nahe wie 1 : 2.

3. Endlich wurden aus 2 kg reiner Blattsubstanz von Ahornblättern, die am 9. Oktober gesammelt wurden, zwei Chlorophyllpräparate gewonnen. Die Extraktion erfolgte wieder mittels Aceton, die Isolierung durch Entmischung des Petroleumäthers und dann der Ätherlösung durch Wasser. Um festzustellen, ob

die Braunfärbung in den Endstadien der Trocknung durch Hydrolyse stattfindet, wurden diese Lösungen über 14 Tage durch Chlorkalzium getrocknet. Die Präparate blieben bis zur vollständigen Trocknung dunkelgrün, enthielten aber viel Asche. Auch Glycerin wurde nachgewiesen.

Das Präparat aus Petroleumäther enthielt 8,18 % Asche und ergab bei der Verseifung auf aschefreie Substanz berechnet:

| | % | % |
|---|---|---|
| Phytol | 32,84 | 31,48 |
| Phäophorbin | 20,03 | |
| Glyceridrest | 45,66 | |
| Phosphorsäureanhydrid | 1,47 | 1,47 |

Bei der Elementaranalyse ergaben bei 19° C. und 745 mm Druck 0,3398 g Substanz 5,2 ccm Stickstoff; dies entspricht 1,89 % Stickstoff, das sind 20,03 % Phäophorbin. An Phytochlorinen wurden, auf aschenfreie Substanz berechnet, 20,86 % gefunden.

0,2193 g (0,2013 g aschefreier) Substanz verbrannten zu 0,1712 g Wasser und 0,5123 g Kohlendioxyd, was 68,96 % Kohlenstoff und 9,45 % Wasserstoff entspricht. Somit ist die Zusammensetzung der aschenfreien Substanz folgende:

Tabelle XIV.

| | % | Phytol % | Phäophorbin % | Rest % | Rest auf 100 % berechnet |
|---|---|---|---|---|---|
| C | 68,96 | 26,60 | 13,75 | 28,61 | 62,67 |
| H | 9,45 | 4,47 | 1,16 | 3,82 | 8,36 |
| O | 18.23 | 1,77 | 3,23 | 13,23 | 28,97 |
| N | 1,89 | — | 1,89 | — | — |
| $P_2O_5$ | 1,47 | — | — | — | — |
| | | 32,84 | 20,03 | 45,66 | 100,— |

An Säuren wurden nur 22 % gewonnen, der Rest verflüchtigte sich mit dem Petroleumäther. Auf 0,1012 g der Säuren wurden 1,55 ccm $\frac{n}{5}$ NaOH verbraucht, was einem Molekulargewicht der Säure von 326 entspricht, so daß mit Rücksicht auf den großen Sauerstoffgehalt, der aus der obigen Analyse resultiert, eine Oxysäure vorhanden ist.

Die Jodzahl wurde ebenfalls bestimmt: es wurden 0,1473 g der Säuren mit titrierter Jodmonobromidlösung versetzt und mit Thiosulfatlösung zurücktitriert. Die Jodzahl belief sich auf 80,04. Dies entspricht, falls man das oben ausgeführte Molekulargewicht der Säure in Betracht zieht, etwa 2 Atomen Jod und somit einer Doppelbindung.

Das Silbersalz, welches aus der alkoholischen Lösung nach der Titration abgeschieden wurde, wurde abgesaugt, mit Alkohol und Äther gewaschen und im Vakuumexsikkator getrocknet. Es ergaben 0,0785 g desselben 0,0223 g oder 28,41 % Ag, so daß das Molekulargewicht der Säure 276 wäre.

Aus 2,393 g Substanz (2,22 g aschefreier) Substanz wurde noch eine zweite Hydrolyse ausgeführt. b)

Die gewonnenen Säuren erstarrten. Der Schmelzpunkt der Säure, welche am porösen Teller abgesaugt und im Vakuumexsikkator getrocknet war, wurde gleich 52° gefunden. Das Silbersalz ergab aus 0,0524 g durch Verbrennen 0,0158 g Silber, d. s. 30,15 %, woraus das Molekulargewicht 251 für die Säure resultiert. Bei der Titration der Säure ergab sich das Molekulargewicht 274.

Die Elementaranalyse lieferte folgende Resultate:

0,1530 g Salz ergaben 0,2669 g $CO_2$ und 0,0936 g $H_2O$. Dies entspricht nachstehender Zusammensetzung:

| | Salz % | Freie Säure % | Theor. für $C_{14}H_{26}O_4$ % |
|---|---|---|---|
| C | 47,57 | 67,83 | 65,06 |
| H | 6,79 | 10,08 | 10,15 |
| O | 15,49 | 22,09 | 24,79 |
| Ag | 30,15 | — | — |
| | 100,— | 100,— | 100,— |

Dies entspricht ungefähr der Formel $C_{14}H_{26}O_4$ für die Säure und das Molekulargewicht wäre 258.

Ing. F. Černý, Adjunkt der Abteilung für Wein- und Obstuntersuchung, fand in der Lösung nach der Bestimmung des Phäophorbins durch Hydrolyse im ersten Falle 7,07 % und 6,77 % Glycerin, im zweiten Falle 6,15 % Glycerin, was bei einem Molekulargewicht der Säure einem Di-Glycerid entspricht und einer Bindung an Phosphorsäure (die jedoch nicht ausreicht) oder Phäophorbin erwarten läßt.

b) Der aus der ätherischen Lösung gewonnene Anteil von Chlorophyll war sehr schön dunkelgrün, jedoch sehr reich an Asche, die 13,80 % betrug. Es bräunte sich das Präparat an Stellen, wo es in dünner Schicht aufgetragen war, erst nach längerer Zeit. Die Asche enthielt neben Magnesiumoxyd Chlorkalcium. Bei der Analyse wurden folgende Resultate gewonnen:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 22,94 |
| Phäophorbin | 20,61 |
| Glyceridrest | 54,23 |
| Phosphorsäureanhydrid | 2,22 |

Die Molekulargröße der Säure wurde gleich 250 gefunden. Das Präparat unterscheidet sich von dem in der Petroleumätherlösung nur dadurch, daß ein Teil von Phytol abgespalten worden war und in die Petroleumätherlösung überging.

Aus dem großen Aschengehalt folgt, daß eine Addition von Chlorkalzium eingetreten ist, dafür wurde jedoch die Hydrolyse der Substanz durch die letzten Spuren von Wasser beim Endtrocknen verhindert, weshalb die ursprüngliche schöne grüne Farbe erhalten

blieb. Aus dieser Erfahrung läßt sich schließen, daß die Phosphatide in gebundenem Zustande im Molekül des Chlorophylls vorhanden sind, erst nach der Spaltung das Phäophytin entsteht und seine braune Färbung den Präparaten verleiht.

Verdünnte Lösungen von Phäophytin und Phosphatiden, deren Farbe ebenfalls gelb ist, färben Filtrierpapier gelb und zwar in derselben Nuance, wie sie die Blätter beim herbstlichen Farbenwechsel annehmen.

Chlorophyll, welches zum größten Teile intakt ist, färbt Filtrierpapier grün, wie das in den beiden letzten Fällen überhaupt, in den früheren vor der Endtrocknung der Fall war. Das aus *Galeopsis versicolor* gewonnene und phäophorbidreiche Präparat hatte eine blaugrüne Färbung.

Der herbstliche Farbenwechsel in gelb ist auf folgende Prozesse zurückzuführen:

1. Oxydation der Säuren in Oxysäuren.
2. Abspaltung der Glyceridphosphorsäure und des Phytols unter Mitwirkung der Chlorophyllase, wie Willstätter und Stoll festgestellt haben, verbunden mit der Bildung von freiem Phäophorbin und Phäophytin von gelbbrauner Farbe.
3. Durchdringen der Farbe von Xantophyll und Caroten.

Ob eine Oxydation von Phäophorbin im Sinne eines Chinonimids vorliegt, wie es nach der von Willstätter und Hocheder festgestellten Formel möglich wäre, oder ob es sich um eine phthaleinartige Umwandlung des Phäophorbins handelt, ist eine noch offene Frage.

Bei der Extraktion von Chlorophyll mittels Alkohol findet wohl unter Mitwirkung von Chlorophyllase und schwacher Alkalien[1]) nicht nur die Abspaltung von Phytol und Ersatz durch den Alkohol statt, sondern auch eine Abspaltung der Phosphorsäureglyceride, wie auf S. 206 nachgewiesen wurde.

## Absorptionsspektren.

Von den Präparaten aus *Galeopsis versicolor*, sowie von dem in Äther und Petroleumäther löslichen Chlorophyllanteilen aus Ahornblättern wurden die Spektren mittels eines Quarzspektrographen von Hilger & Co. und einer Nernstlampe, sowie einer Quecksilberquarzlampe als Lichtquelle ermittelt.

Während das Chlorophyll aus *Galeopsis versicolor,* welches ca. 30 % Phäophorbin enthielt, im Spektrum, das mittelst der Nernstlampe erhalten wurde, alle 5 (respektive 6) Absorptionsbänder und die Endabsorption in Blau besitzt, zeigen die Spektren der Ahornblattchlorophylle nur das starke Absorptionsband in orangerot zwischen $\lambda = 680—640$, wie es auch Tschirch, Willstätter

[1]) J. Hanuš, Die Äthylesterzahl der Fette. (Königl. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag. 1908, 8. Z. f. Unters. d. Nahr. u. Genußm. 1908.)

und Hocheder gefunden haben. Die übrigen Absorptionsbänder sind verschwunden. Die Konzentrationen der Lösungen waren:

1. Die Lösung von Chlorophyll aus *Galeopsis versicolor* enthielt in 100 ccm des Lösungsmittels 0,116 g Substanz.

2. 100 ccm der ätherischen Lösung von Chlorophyll aus Ahornblättern enthielten 0,066 gr Substanz.

3. Die Lösung von Chlorophyll aus Ahornblättern in Petroleumäther enthielt 0,092 g auf 100 ccm des Lösungsmittels berechnet. Die Konzentration der verdünnteren Lösung war $^1/_5$ dieses Wertes.

Die Messung wurde mit einer Glasküvette von 10 mm Schichtdicke, beziehungsweise mittels einer Eprouvette aus Quarzglas ausgeführt.

Das mittels der Quecksilberquarzlampe erhaltene Spektrum der Chlorophylle zeigt, daß die meisten der Linien des Spektrums der Quecksilberquarzlampe im ultravioletten Teil absorbiert sind, ein Beweis, daß das Chlorophyll die chemisch-aktiven Strahlen absorbiert und in chemische Reduktionsarbeit umsetzt. Charakteristisch für das Chlorophyllspektrum sind die hellen Linien von $\lambda$ — 578 und 547. (Siehe Tafel IV.)

Noch bedeutend interessanter als die etwas zu kleinen Spektren des Spektrographen sind die mittels des Spektrophotometers von Schmidt & Haentsch erhaltenen Spektrogramme. (Siehe Tafel V.)

Dieselben sind in der beigefügten Tafel V graphisch dargestellt, indem auf die Abszissenachse die Wellenlängen, auf die Ordinaten die relativen Lichtintensitäten aufgetragen sind. Die Messung wurde mit einer Glasküvette von einer Schichtdicke von 10 mm mit Hilfe des Schulzschen Körpers ausgeführt. Die Wellenlängenkurve wurde mittels folgender Spektrallinien festgelegt:

| | | |
|---|---|---|
| Li | $\lambda$ = 675 | rot |
| | $\lambda$ = 610 | orangegelb |
| Na | = 590 | gelb |
| | 589 | |
| Tl | = 535 | grün |
| Hg | = 491 | blau |
| | 436 | indigo |
| | 405 | violett |

Die Lösung des Chlorophylls aus den Blättern von *Galeopsis versicolor* ließ von den Spektrallinien der Quecksilberquarzlampe folgende sichtbar erscheinen:

| | |
|---|---|
| violett (schwach) | $\lambda$ = 436 |
| blau | = 492 |
| grüngelb (hell) | = 546 |
| gelb | = 559 |
| | 568 |
| gelb (sehr hell) | = 577 |
| | 579 |
| orangegelb (hell) | = 589 |
| | 590 |
| rot | = 656 |

In den Spektrophotogrammen zeigt das Chlorophyll aus *Galeopsis versicolor* folgende Absorptionsbänder:

| | Chlorophyllan von Tschirch | Chlorophyll von Willstätter u. Hocheder | Unsere Messungen |
|---|---|---|---|
| Band I | 680—640 | 688—640 | 668—640 |
| Band II | 620—590 | 622—597 | 618—600 |
| Band III | 570—560 | 569—556 | 586—578 |
| | — | bezw. 551 | 566—556 |
| Band IV | 550—530 | 542—525 | 540—528 |
| Band V | 513—590 | 515—488 | 512—594 |
| Endabsorption | von 470 an | von 479 an | von 470 an |

Die Präparate aus Waldahornblättern *(Acer pseudoplatanus)* weisen nur zwei Absorptionsbänder auf, die übrigen sind nur schwach angedeutet und verschoben. Wir finden folgende Wellenlängen für die Absorptionsbänder:

| | Petroleumäther konzentriert | Petroleumäther verdünnt | Ätherlösung |
|---|---|---|---|
| Band I | 686—670 | 666—650 | 660—640 |
| Band V | 494—486 | 466—464 | |
| Endabsorption | von 470 an | von 460 an | von 468 an |

Der Unterschied zwischen den beiden Spektren von *Galeopsis versicolor* und von Ahorn *(Acer pseudoplatanus)* ist bedeutend und findet keine Erklärung durch die analytischen Resultate.[1]) Der Grund dürfte darin liegen, daß das Chlorophyllpräparat aus *Galeopsis versicolor* Magnesiumphäophorbid enthält, während jene aus Waldahornblättern *(Acer pseudoplatanus)* neben Phäophitiden Chlorolecithine enthalten.

## Chlorophyll aus Kiefernadeln.

Es wurden 2 kg gemahlener Kiefernadeln in 3 Partien nacheinander dreimal mit je 1·5 l Alkohol, welcher immer ¼ Stunde in Berührung gelassen wurde, extrahiert. Das Chlorophyll wurde nur zum Teil extrahiert und ein großer Teil blieb in den Nadeln zurück. Der Extrakt war intensiv dunkelgrün gefärbt und wurde dreimal durch Vermischen mit Alkohol und Entmischen durch verdünnte Kochsalzlösung gereinigt, sodann mittels Natriumsulfat entwässert und hierauf der Äther verdampft. Das Präparat wurde bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Ein Teil der frischen Lösung, enthaltend 0,083 g Trockensubstanz in 100 cm³ der Lösung, wurde zur Feststellung des Spektrums verwendet, welches in der Tafel V dargestellt ist: Dasselbe ist ähnlich jenem aus Ahorn in Petroleumäther.

[1]) Phytollösungen haben ein Absorptionsspektrum, wie die Lösungsmittel allein, jedoch mit dem starken Absorptionsband in rot.

Aus einem Teile des Chlorophyllpräparates wurde durch Lösen in Chloroform und Fällen mit alkoholischer Oxalsäure ein grünschwarzer Niederschlag abgeschieden, welcher abgesaugt, mit Chloroform-Alkohol gewaschen, in Äther gelöst, eingedampft und bis zur Gewichtskonstanz getrocknet wurde. Die Zusammensetzung desselben war folgende:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 23,72 |
| Phytochlorine | 63,25 |
| Rest | 13,03 |

Das Phytol enthielt etwas Säure. Aus der Analyse folgt, daß der Niederschlag, dessen Menge nur gering war (7 %) und wahrscheinlich dem zersetzten Anteile entsprach, zum größten Teile aus Phäophytin, welches durch eine geringe Menge des ursprünglichen Chlorophylls verunreinigt war, bestand.

Der Rest des Chlorophyllpräparates, welches olivbraun gefärbt war und, wie aus dem Geruche bemerkbar war, Terpene enthielt, wurde ebenfalls der Analyse unterworfen. Der Aschengehalt betrug 0,66 % und in der aschenfreien Trockensubstanz wurde durch Hydrolyse gefunden:

| | % |
|---|---|
| Phytol | 15,42 |
| Phytochlorine | 28,73 |
| Differenz | 55,13 |
| $P_2O_5$ | 0,72 |

Somit waren auch hier die Glyceridphosphorsäure und die Glyceride, sei es gebunden oder zugemischt, nicht entfernt worden; doch ist hier das Verhältnis zwischen Phytol und den Phytochlorinen nahezu gleich 1 : 2, wie es von Willstätter und Stoll gefunden worden ist.

Es wurden zur Feststellung, ob die Präparate nur Magnesiumoxyd enthalten, oder ob auch Kalzium- und Kaliumoxyd vorhanden ist, eine Reihe von Chlorophyllpräparaten vorsichtig verascht und die Asche analysiert. Die Resultate sind auf Trockensubstanz berechnet und in der folgenden Tabelle enthalten.

Tabelle XV.

| Präparat | CaO % | MgO % | $K_2O$ % | $Na_2O$ % |
|---|---|---|---|---|
| Merk | 0,11 | 0,34 | 1,43 | 0,61 |
| Reine Blattsubstanz von *Galeopsis versicolor* A (Petroleumäther) | 0,18 | 0,56 | 0,13 | Spuren |
| *Galeopsis versicolor* B (Äther) | 0,79 | 0,14 | 0,16 | 0,05 |
| *Lathyrus odoratus* B | 0,18 | 0,53 | 0,10 | — |
| *Urtica urens* (Petroläther) | 1,07 | 0,42 | 0,14 | 0,15 |
| *Urtica urens* B (Äther) | 0,62 | 0,33 | 0,28 | 0,26 |
| *Scrofularia* (Äther) | 0,26 | 0,13 | 0,03 | — |

Die Asche enthält somit stets neben MgO auch gewisse Mengen von Calciumoxyd und Kaliumoxyd (von den mittels $CaCl_2$ entwässerten Präparaten wird da abgesehen). Die Analysen wurden in Platingefäßen oder in Gefäßen aus Jenaer — kalifreiem — Glase ausgeführt. Es dürfte somit das $K_2O$ mit in den Chlorophyllen enthalten sein, um so mehr, als Kalisalze in organischen Lösungsmitteln fast unlöslich, Calcium und Magnesiumsalze meist ziemlich leicht löslich sind.

## Bestimmung des Phäophorbins in den Präparaten.

Das Phäophorbin wurde nach der Verseifung der Chlorophyllpräparate mittels methylalkoholischer Kalilauge und siebenmaliger Ausschüttelung des Phytols mittels Äther, in der mit warmem Wasser verdünnten und durch dasselbe Filter, durch welches die ätherische Phytollösung filtriert worden war, filtrierten Seifenlösung bestimmt. Die Lösung wurde mit Salzsäure angesäuert, dann mittels Petroleumäther dreimal die Fettsäuren ausgeschüttelt, der Extrakt durch ein gewogenes Filter filtriert und mit Petroleumäther nachgewaschen. Die wässerige saure Lösung, stets durch etwas Phytochlorin blau gefärbt, wurde dann durch dasselbe Filter geschickt und der Niederschlag mit Wasser gewaschen und getrocknet. Die Menge, welche in der sauren Lösung gelöst blieb, ist, wie wir uns durch Extraktion mittels Äther überzeugten, ganz unbedeutend. Die Resultate waren, mit jenen aus der Stickstoffbestimmung verglichen, folgende:

Tabelle XVI.

| Provenienz des Präparates | Phäophorbin aus Stickstoff berechnet % | Phytochlorinchlorhydrat % | Verhältniszahl % |
|---|---|---|---|
| *Urtica urens* II | 16,99 | 17,93 | 0,946 |
| Gras | 19,60 | 21,12 | 0,929 |
| *Triticum vulgare* (frisch) | 14,02 | 14,77 | 0,948 |
| *Triticum vulgare* (B) | 10,96 | 12,13 | 0,883 |
| *Tanacetum vulgare* L. | 14,71 | 16,59 | 0,887 |
| *Galeopsis versicolor* | 60,96 | 58,49 | 1,042 |
| Mittel | — | — | 0,94 |

Aus den Resultaten, welche nicht allzu sehr differieren, wenn man die komplizierte Bestimmungsweise sowie die Möglichkeit verschiedener Phytochloringemenge in Erwägung zieht, läßt sich als Faktor für das Phäophorbin wohl die Zahl 0,94 annehmen mit einem wahrscheinlichen Fehler $\pm$ 8% des Wertes.

Analyse des Phytochlorinniederschlages aus *Galeopsis versicolor:* Aus 0,1097 g Substanz wurden beim Verbrennen 0,0935 g Wasser und 0,2876 g Kohlendioxyd erhalten. Sodann lieferten 0,1796 g Substanz 8,3 $cm^3$ Stickstoff bei 16° C und 750 mm Druck. Diese Resultate entsprechen der Zusammensetzung:

| | % |
|---|---|
| C | 71,50 |
| H | 9,43 |
| N | 7,05 |
| O | 12,02 |

Die Substanz war also nicht reines Phytochlorin, sondern enthielt auch Phytorhordine und wahrscheinlich geringe Mengen an Fettsäuren.

## IV. Über den Einfluß der sich im Minimum befindenden Vegetationsfaktoren, Magnesium und Phosphor, auf die Entwicklung der Vegetation von Polygonum fagopyrum und Zea Mais.

Es ist gewiß von großem Interesse, die Frage zu studieren, welchen Einfluß Magnesium und Phosphor, wenn sie sich im Minimum befinden, bei Gegenwart aller anderen Vegetationsfaktoren, die im Optimum vertreten sind, auf die Vegetation ausüben. Das Gesetz vom Minimum nach Justus v. Liebig besagt in der notwendig erweiterten Fassung von Mitscherlich[1]):

„Der Pflanzenertrag richtet sich nach demjenigen Vegetationsfaktor, welcher verhältnismäßig am meisten im Minimum ist."

In unserem Falle wurden die Versuche so angeordnet, daß die Vegetationsfaktoren Magnesium und Phosphor in der Nährlösung überhaupt nicht vorhanden waren, so daß die Pflanzen nur an jene Mengen von Magnesium und Phosphor angewiesen waren, welche im Embryon und Endosperm der Samen zugegen sind.

Die ausgesuchten angefeuchteten Samen von *Polygonum fagopyrum* und *Zea Mais,* welche annähernd das gleiche Gewicht besaßen, gaben wir in einem Linhart'schen Keimapparat, welcher mit von sterilem Brunnenwasser angefeuchteten, sterilem Sande gefüllt war. — Sobald die Keimlinge der angewendeten Pflanzen, abgesehen von der Hauptwurzel und der Plumula, noch einige, mehrere Zentimeter lange Nebenwurzeln ausgebildet hatten, nahmen wir sie vorsichtig aus dem Keimapparat heraus, spülten sie mit sterilisiertem destilliertem Wasser sehr sorgfältig ab und brachten sie mit Hilfe der Wasserkultur-Methode zur weiteren Entwickelung.

Die Pflanzen züchteten wir in einer Nährlösung, welche ab und zu erneuert wurde. In 1000 ccm destillierten Wassers der Nährlösung waren enthalten:

### I. Nährlösung mit allen Nährstoffen.

1,— g Calciumnitrat,
0,25 g Kaliumchlorid,

[1]) Eilh. Alfred Mitscherlich, Arbeiten aus dem landw. Institute der Universität Königsberg i. Pr. (Abteilung f. Pflanzenbau. Landw. Jahrbücher u. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1912 und 1913.)

0,02 g Natriumchlorid,
0,25 g Magnesiumsulfat,
0,50 g Dikaliumphosphat,
0,10 g Ferrophosphat und
0,25 g Calciumsilikat.

II. Nährlösung ohne Magnesium.

1,— g Calciumnitrat,
0,25 g Kaliumchlorid,
0,02 g Natriumchlorid,
0,25 g Kaliumsulfat,
0,50 g Dikaliumphosphat,
0,10 g Ferrophosphat und
0,25 g Calciumsilikat.

III. Nährlösung ohne Phosphor.

1,— g Calciumnitrat,
0,25 g Kaliumchlorid,
0,25 g Magnesiumsulfat,
0,01 g Ferrosulfat,
0,02 g Natriumchlorid,
0,25 g Calciumsilikat.

Es sei hier noch ausdrücklich bemerkt, daß alle angewandten chemischen Verbindungen speziell umkristallisiert wurden und chemisch rein waren.

## Versuche mit Polygonum fagopyrum.

Die Vegetationsgefäße, deren Glaswände mit einer Paraffinschicht versehen waren, hatten einen Inhalt von 3500 ccm und wurden in folgende 3 Gruppen geteilt: Bei der I. Gruppe, welche 10 Vegetationsgefäße umfaßte, befanden sich in der Nährlösung alle Nährstoffe. Bei der II. Gruppe, die aus 20 Vegetationsgefäßen bestand, war in der Nährlösung kein Magnesium vorhanden und bei der III. Gruppe, 30 Vegetationsgefäße umfassend, war in der Nährlösung kein Phosphor zugegen.

Die Versuche wurden am 7.—13. Mai begonnen. Durch die Vegetationsgefäße aller drei Gruppen wurde täglich frische Luft durchgeleitet und die Nährlösung immer nach 30 Tagen erneuert. Die Vegetationszeit bei der I. und II. Gruppe dauerte 70—80 Tage. Bei der III. Gruppe starben die Pflanzen schon nach 40—50 Tagen ab.

Schon nach 23—30 Tagen bot sich uns ein interessantes Bild. Ohne Magnesium in der Nährlösung waren die Pflanzen ziemlich gut entwickelt, jedoch nicht so gut, wie bei Gegenwart aller Nährstoffe in der Nährlösung. Die Blätter hatten eine schöne grüne Farbe, und durch die mikroskopische Untersuchung ließ sich konstatieren, daß die Palisadenzellen besonders chlorophyllreich waren und die Chlorophyllkörner eine normale

grüne Farbe besaßen. Bei Abwesenheit von Phosphor in der Nährlösung entwickelten sich die Pflanzen nur sehr kümmerlich. Die Pflanzen waren anfangs grün, aber schon nach 30 Tagen nahmen sie eine rötlichbraune Farbe an, wie Chlorophyll beim Zerfalle durch Hydrolyse, und starben nach 40—50 Vegetationstagen ab.

Wir nahmen auch an diesen Blättern eine mikroskopische Untersuchung vor, jedoch noch bevor sich die rötlichbraune Farbe an den Blättern zeigte, also solange sie noch grün waren; dies war ungefähr nach 20tägiger Vegetationszeit noch der Fall. Der Querschnitt durch diese Blätter zeigte, daß die Palisadenzellen ungemein arm an Chlorophyllkörnern waren, welch' letztere eine abnormale grüne Farbe besaßen.

Das Gewicht einer ganzen Versuchspflanze von *Polygonum fagopyrum* ist in den folgenden Tabellen XVII, XVIII und XIX angegeben.

Tabelle XVII enthält die Resultate betreffs des Gewichtes einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz als Durchschnitt von 10 Vegetationsgefäßen.

In Tabelle XVIII ist das Gewicht einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz als Durchschnitt von 20 Vegetationsgefäßen verzeichnet.

Aus Tabelle XIX ist das Gewicht der ganzen Pflanze in der Trockensubstanz als Durchschnitt von 30 Vegetationsgefäßen ersichtlich.

Als Durchschnittsgewicht von 10 Pflanzen wurden bei der I. Gruppe, wo alle Nährstoffe in der Nährlösung vorhanden waren, 13,842 g erzielt.

Bei der II. Gruppe, wo sich in der Nährlösung kein Magnesium befand, betrug das Durchschnittsgewicht von 20 Vegetationsgefäßen, auf 10 Pflanzen berechnet, 4,199 g.

Bei der III. Gruppe, wo in der Nährlösung Phosphor fehlte, belief sich das Durchschnittsgewicht von 30 Vegetationsgefäßen, auf 10 Pflanzen berechnet, auf 0,5533 g.

### B. Versuche mit Zea Mais.

Diese Versuche wurden in derselben Weise ausgeführt wie jene mit *Polygonum fagopyrum* und ebenfalls in drei Gruppen arrangiert.

Bei der I. Gruppe, die aus 10 Vegetationsgefäßen bestand, befanden sich in der Nährlösung alle Nährstoffe.

Die II. Gruppe umfaßte 20 Vegetationsgefäße. In der Nährlösung war kein Magnesium zugegen.

Bei der III. Gruppe, 30 Vegetationsgefäße umfassend, war in der Nährlösung kein Phosphor vorhanden.

Diese Versuche wurden am 2.—7. Mai angefangen. Durch die Vegetationsgefäße aller vorerwähnter Gruppen wurde jeden Tag

frische Luft durchgeleitet und nach 20 Tagen die Nährlösung immer erneuert. Die Vegetationszeit dauerte bei den Vegetationsgefäßen der I. und II. Gruppe 125—128 Tage. Die Pflanzen in den Vegetationsgefäßen der III. Gruppe, wo also in der Nährlösung Phosphor nicht anwesend war, sind schon nach 40—65 Vegetationstagen gänzlich zu Grunde gegangen.

Was das Aussehen der Vegetationen anbelangt, so waren die Pflanzen, wo in der Nährlösung alle Nährstoffe zugegen waren, sehr gut entwickelt; jene, wo sich in der Nährlösung kein Magnesium befand, blieben im Vergleiche zu den Normalpflanzen in ihrer Entwicklung zurück. Durch die mikroskopische Untersuchung der Blätter aus der II. Gruppe wurde nachgewiesen, daß das Mesophyll normal entwickelte Palisadenzellen hatte, welche reich an Chlorophyllkörnern waren. Auch der Farbstoff war normal grün. In dem Nährmedium ohne Phosphor waren die Blätter nur kümmerlich entwickelt, in den Palisadenzellen nur äußerst wenige Chlorophyllkörner vorhanden und die grüne Farbe der Blätter ging sehr bald in braune über. Aus dem Habitus der ganzen Pflanze ließ sich auf einen pathologischen Zustand der Pflanze schließen; dies war auch tatsächlich der Fall, denn die Pflanzen starben schon nach 40—65 Vegetationstagen ab.

Das Gewicht einer ganzen Pflanze ist in den folgenden Tabellen XX, XXI, XXII, XXIII, XXIV und XXV angeführt.

### Tabelle XX.

Versuche mit *Polygonum fagopyrum*.

Nährlösung mit allen Nährstoffen.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht der ganzen Pflanze in d. Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I | 1,384 | ± 0,000 |
| II | 1,216 | — 0,168 |
| III | 1,408 | + 0,024 |
| IV | 1,254 | — 0,130 |
| V | 1,663 | + 0,279 |
| VI | 1,230 | — 0,154 |
| VII | 1,206 | — 0,178 |
| VIII | 1,307 | — 0,077 |
| IX | 1,732 | + 0,348 |
| X | 1,442 | + 0,058 |
| Summa: | 13,842 g | |
| Mittel: | 1,384 g | |

## Tabelle XXI.

Versuche mit *Polygonum fagopyrum*. Nährlösung ohne Magnesium.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht (von 2 Vegetationsgefäßen) einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I—II | 0,406 | — 0,0139 |
| III—IV | 0,417 | — 0,0029 |
| V—VI | 0,421 | + 0,0011 |
| VII—VIII | 0,411 | — 0,0089 |
| IX—X | 0,416 | — 0,0039 |
| XI—XII | 0,386 | — 0,0339 |
| XIII—XIV | 0,457 | + 0,0371 |
| XV—XVI | 0,416 | — 0,0039 |
| XVII - XVIII | 0,503 | + 0,0831 |
| XIX—XX | 0,366 | — 0,0539 |
| Summa: | 4,199 g | |
| Mittel: | 0,4199 g | |

## Tabelle XXII.

Versuche mit *Polygonum fagopyrum*. Nährlösung ohne Phosphor.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht (von 3 Vegetationsgefäßen) einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I—II—III | 0,0563 | + 0,0010 |
| IV—V—VI | 0,0573 | + 0,0020 |
| VII—VIII—IX | 0,0586 | + 0,0033 |
| X—XI—XII | 0,0433 | — 0,0120 |
| XIII—XIV—XV | 0,0632 | + 0,0079 |
| XVI—XVII—XVIII | 0,0607 | + 0,0054 |
| XIX—XX—XXI | 0,0434 | — 0,0119 |
| XXII—XXIII—XXIV | 0,0538 | + 0,0015 |
| XXV—XXVI—XXVII | 0,0661 | + 0,0108 |
| XXVIII—XXIX—XXX | 0,0505 | — 0,0048 |
| Summa: | 0,5533 g | |
| Mittel: | 0,0553 g | |

## Tabelle XXIII.

Versuche mit *Zea Mais*. Nährlösung mit allen Nährstoffen.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht einer ganzen Pflanze in d. Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I | 6,236 | + 0,2409 |
| II | 6,034 | + ,00389 |
| III | 6,113 | + 0,1179 |
| IV | 6,133 | + 0,1379 |
| V | 5,534 | — 0,4611 |
| VI | 6,084 | + 0,0889 |
| VII | 6,053 | + 0,0579 |
| VIII | 5,651 | — 0,3441 |
| IX | 6,274 | + 0,2789 |
| X | 5,839 | — 0,1561 |
| Summa: | 59,951 g | |
| Mittel: | 5,9951 g | |

### Tabelle XXIV.

Versuche mit *Zea Mais*. Nährlösung ohne Magnesium.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht (aus 2 Vegetationsgefäßen) einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I—II | 1,038 | — 0,2081 |
| III—IV | 1,236 | — 0,0101 |
| V—VI | 1,007 | — 0,2391 |
| VII—VIII | 1,239 | — 0,0071 |
| IX—X | 1,266 | + 0,0199 |
| XI—XII | 1,738 | + 0,4919 |
| XIII—XIV | 1,284 | + 0,0379 |
| XV—XVI | 1,222 | — 0,0241 |
| XVII - XVIII | 1,408 | + 0,1619 |
| XIX—XX | 1,023 | — 0,2231 |
| Summa: | 12,461 g | |
| Mittel: | 1,2461 g | |

### Tabelle XXV.

Versuche mit *Zea Mais*. Nährlösung ohne Phosphor.

| No. des Vegetationsgefäßes | Durchschnittliches Gewicht (aus 3 Vegetationsgefäßen) einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz in g | Abweichung vom Mittel |
|---|---|---|
| I—II—III | 0.138 | + 0,0041 |
| IV—V—VI | 0.147 | + 0,0131 |
| VII—VIII - IX | 0.111 | — 0,0229 |
| X—XI—XII | 0.125 | — 0,0089 |
| XIII—XIV—XV | 0,163 | + 0.0291 |
| XVI—XVII—XVIII | 0.118 | — 0,0159 |
| XIX—XX—XXI | 0.129 | — 0.0049 |
| XXII—XXIII—XXIV | 0,143 | + 0,0091 |
| XXV—XXIV—XXVII | 0,159 | + 0,0251 |
| XXVIII—XXIX—XXX | 0,106 | — 0.0279 |
| Summa: | 1,339 g | |
| Mittel: | 0.1339 g | |

Wir lassen hier noch 2 Tabellen folgen (siehe Tabelle XXVI und XXVII), wo die Fehlerwahrscheinlichkeitsrechnung vorgenommen wurde. Aus dem wahrscheinlichen Fehler, beziehungsweise aus der wahrscheinlichen Schwankung läßt sich folgern, inwieweit die Resultate richtig sind. Für die Beurteilung der Größe dieser Abweichungen und des Wertes des Mittels gibt der wahrscheinliche Fehler einen Anhaltspunkt.

Tabelle XXVI.

Fehlerwahrscheinlichkeitsrechnung bei den Versuchen mit *Polygonum fagopyrum*

| Art der Nährlösung | Mittlerer Ertrag | Wahrscheinlicher Fehler |
|---|---|---|
| Vegetationsgefäße mit allen Nährstoffen | 1.384 | ± 0.0395 |
| Vegetationsgefäße ohne Magnesium | 0.4199 | ± 0.0080 |
| Vegetationsgefäße ohne Phosphor | 0.0553 | ± 0.0016 |

Tabelle XXVII.

Fehlerwahrscheinlichkeitsrechnung bei den Versuchen mit *Zea Mais*.

| Art der Nährlösung | Mittlerer Ertrag | Wahrscheinlicher Fehler |
|---|---|---|
| Vegetationsgefäße mit allen Nährstoffen | 5.9951 | ± 0,05206 |
| Vegetationsgefäße ohne Magnesium | 1,2461 | ± 0.046097 |
| Vegetationsgefäße ohne Phosphor | 0.1339 | ± 0.0042 |

Wie aus den vorstehenden Daten ersichtlich ist, beträgt bei der I. Gruppe, also dort, wo im Nährmedium alle Nährstoffe vorhanden waren, das Gewicht einer ganzen Pflanze in der Trockensubstanz als Durchschnitt von 10 Vegetationsgefäßen 59,95 g.

Bei der II. Gruppe, wo in der Nährlösung kein Magnesium zugegen war, bezifferte sich das Durchschnittsgewicht von 20 Vegetationsgefäßen, auf 10 Pflanzen berechnet, auf 12,461 g.

Als bei der III. Gruppe in der Nährlösung Phosphor fehlte, belief sich das Durchschnittsgewicht von 30 Vegetationsgefäßen, auf 10 Pflanzen berechnet, auf 1,339 g. Aus den mit *Polygonum fagopyrum* und *Zea Mais* angestellten Versuchen geht hervor, daß sich die Pflanzen in der Nährlösung, woselbst alle Nährstoffe vertreten waren, sehr gut entwickelten, jene, wo sich in der Nährlösung kein Magnesium befand, im Vergleiche zu ersteren in ihrer Entwicklung entschieden zurückblieben und diejenigen, wo in der Nährlösung Phosphor fehlte, sich nur ganz kümmerlich entwickelten und schon nach kurzer Vegetation zu Grunde gingen. In den angeschlossenen Photographien (siehe Tafel VI—XII) sind die wesentlichen Unterschiede in der Entwicklung der Pflanzen aus den einzelnen Gruppen veranschaulicht.

Nun schreiten wir zur

## Bilanz.

### I. Polygonum fagopyrum.

Das Gewicht von 10 geschälten Samen von *Polygonum fagopyrum* in der Trockensubstanz betrug 0,184 g. In der Trockensubstanz dieses Samens befanden sich

$P_2O_5$ 1,37 %
MgO 0,39 %

in Gramm ausgedrückt:

$P_2O_5$ 0,0025 g
MgO 0,00071 g

I. Gruppe: Nährlösung mit allen Nährstoffen:

Das durchschnittliche Gewicht der aus 10 Vegetationsgefäßen geernteten Pflanzenmasse belief sich auf 13,842 g.

Die Trockensubstanz der Pflanzenmasse wies auf:

$P_2O_5$ 0,496 %
MgO 0,106 %

folglich befanden sich in der aus 10 Vegetationsgefäßen geernteten Pflanzenmasse:

$P_2O_5$ 0,0686 g
MgO 0,0146 g

Subtrahiert man nun die in dem geschälten Samen vorhandene Menge an $P_2O_5$ und MgO von den in der Pflanzenmasse gefundenen Phosphorsäure- und Magnesiumoxyd-Quantitäten, so erfährt man, wieviel Phosphorsäure und Magnesiumoxyd von dem Wurzelsystem der Pflanzen aus der Nährlösung assimiliert wurden. In unserem Falle wurden pro 10 Pflanzen

$P_2O_5$ 0,0661 g
MgO 0,0139 g

aus der Nährlösung assimiliert.

Nun kommen wir zur II. Gruppe, woselbst in der Nährlösung Magnesiumoxyd fehlte. Hier betrug das durchschnittliche Gewicht der Pflanzenmasse von 10 Pflanzen 4,199 gr.

In der Trockensubstanz dieser Pflanzenmasse waren enthalten:

$P_2O_5$ 0,591 %
MgO 0,029 %

Demgemäß befanden sich in der geernteten Pflanzenmasse im Gewichte von 4,199 g

$P_2O_5$ 0,0248 g
MgO 0,0012 g

Ziehen wir nun die in dem geschälten Samen vorhandene Phosphorsäure- und Magnesiumoxydmenge von jener, die in der Pflanzenmasse ermittelt wurde, ab, so finden wir, daß pro 10 Pflanzen

$P_2O_5$ 0,0223 g
MgO 0,0005 g

aus der Nährlösung assimiliert wurden. Diese geringe Menge von MgO, welche als Plus in der Pflanzenmasse gefunden wurde, findet darin ihre Erklärung, daß das Wurzelsystem der Pflanzen infolge seiner eklektiven Eigenschaften die nicht nachweisbaren Spuren von MgO in destilliertem Wasser und wahrscheinlich auch in den Nährsalzen assimiliert hat.

Bei der III. Gruppe, woselbst sich in der Nährlösung kein Phosphor befand, betrug das durchschnittliche Gewicht der Pflanzenmasse von 10 Pflanzen 0,5533 g.

In der Trockensubstanz dieser Pflanzenmasse waren enthalten:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,473 % |
| MgO | 0,15 % |

Die geerntete Pflanzenmasse im Gewichte von 0,5533 g wies also auf:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,0026 g |
| MgO | 0,00082 g |

Nach Abzug der in den geschälten Samen vorhandenen Phosphorsäure- und Magnesiumoxydmenge von der in der Pflanzenmasse gefundenen ergibt sich, daß von dem Wurzelsystem pro 10 Pflanzen

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,0001 g |
| MgO | 0,0001 g |

aus der Nährlösung assimiliert wurden.

Nun kommen wir auch bei den Versuchen mit *Zea Mais* zur Bilanz.

In der Trockensubstanz dieses geschälten Samens waren durchschnittlich enthalten:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 1,38 % |
| MgO | 0,48 % |

Das Gewicht von 10 geschälten Samen von *Zea Mais* in der Trockensubstanz beträgt 0,654 g.

In der Trockensubstanz dieses Samens sind

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,009 g |
| MgO | 0,003 g |

vorhanden.

### I. Gruppe, wo alle Nährstoffe in der Nährlösung zugegen sind.

Das durchschnittliche Gewicht von 10 ganzen Pflanzen beträgt 59,951 g.

In der geernteten Pflanzenmasse befinden sich:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 1,16 % |
| MgO | 0,44 % |

Infolgedessen sind in der von 10 Pflanzen geernteten Pflanzenmasse enthalten:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,6954 g |
| MgO | 0,2637 g |

Zieht man jetzt die in dem geschälten Samen gefundene $P_2O_5$- und MgO-Menge von der in der Pflanzenmasse gefundenen ab, so ergeben sich die von dem Wurzelsystem pro 10 Pflanzen aus der Nährlösung assimilierten $P_2O_5$- und MgO-Mengen. Hier betragen diese:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,6864 g |
| MgO | 0,2607 g |

## II. Gruppe: Nährlösung ohne Magnesium.

Das durchschnittliche Gewicht von 10 ganzen Pflanzen in der Trockensubstanz betrug 12,46 g.

In der geernteten Pflanzenmasse waren enthalten:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 1,18 % |
| MgO | 0,035 % |

Infolgedessen befanden sich in der Pflanzenmasse:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,147 g |
| MgO | 0,0043 g |

Nach Abzug der in dem geschälten Samen vorhandenen Quantitäten an $P_2O_5$ und MgO von den in der Pflanzenmasse ermittelten finden wir, daß von dem Wurzelsystem pro 10 Pflanzen aus der Nährlösung

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,138 g |
| MgO | 0,0013 g |

assimiliert wurden.

Es wurden also immerhin noch aus der reinen Nährlösung vom Wurzelsystem der Pflanzen 0,0013 g MgO aufgenommen.

## III. Gruppe: Nährlösung ohne Phosphor:

Das durchschnittliche Gewicht von 10 ganzen Pflanzen beläuft sich auf 1,339 g.

In der Trockensubstanz dieser Pflanzenmasse befinden sich:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 1,02 % |
| MgO | 0,59 % |

Demgemäß waren in der Trockensubstanz der Pflanzenmasse enthalten:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0.0136 g |
| MgO | 0,0079 g |

Subtrahieren wir die in dem Samen vorhandenen $P_2O_5$- und MgO-Quantitäten von den in der Pflanzenmasse gefundenen, so finden wir, daß von dem Wurzelsystem der Pflanzen aus der Nährlösung aufgenommen wurden:

| | |
|---|---|
| $P_2O_5$ | 0,0046 g |
| MgO | 0,0049 g |

Hier ergibt sich also an assimilierter Phosphorsäure ein Plus von 0,0046 g, welcher wieder nur durch die eklektive Eigenschaft

des Wurzelsystems der Pflanzen aufgenommen wurde, und nichts anderes als nichtnachweisbare Spuren an Phosphorsäure im destillierten Wasser und in den Nährsalzen ist. Natürlich ist diese Zahl so klein, daß sie schon in der Grenze eines Versuchsfehlers liegt.

Wir gelangten bei unseren diesbezüglichen Vegetationsversuchen, die uns ganz gut gelungen sind, zu folgenden Schlüssen:

I. Unsere Versuche dokumentieren, daß sich die Pflanzen in dem Nährmedium ohne Phosphor nicht entwickeln können. Wenn also der Vegetationsfaktor Phosphor im Minimum vorhanden ist, so sinkt der Pflanzenertrag ganz bedeutend. Es könnte da freilich der Einwand gemacht werden, daß dies ebensogut der Fall sein kann, wenn sich beispielsweise Kalium oder Calcium im Minimum befindet. Wie wir uns aber bei unseren Untersuchungen überzeugten, befand sich bei Abwesenheit von Kalium oder Calcium im Nährmedium die Vegetation von *Zea Mais* und *Polygonum fagopyrum* niemals in solch kümmerlichem Zustande wie ohne Phosphor in der Nährlösung. Auch unsere sorgfältig ausgeführten Wasserkulturversuche ergaben, daß nur bei Abwesenheit von Phosphor und Stickstoff die Vegetation bald zu Grunde geht.

Die Pflanzen vegetieren eben nur so lange, bis der Phosphor, welcher im Embryo und Endosperm der Samen vorhanden ist, verbraucht ist; dieser Phosphorgehalt der absterbenden Pflanzenorgane zirkuliert dann wieder in neu gebildete Organe, namentlich in die Chlorophyllpräparate, und dieser Prozeß wiederholt sich so lange, bis die Mechanik des Stoffaustausches versagt. In unseren beiden Fällen schien eine Mehraufnahme von Phosphor in Form von Phosphat-Ion stattgefunden zu haben. Im ersten Falle *Polygonum fagopyrum* war ein Plus an $P_2O_5$ von 0,0001 g, bei *Zea Mais* ein solcher von 0,0046 g zu verzeichnen. Diese ganz geringen Phosphorsäure-Quantitäten können selbstredend gar nicht in Betracht gezogen werden. Die Palisadenzellen waren hier arm an Chlorophyllkörnern, durch welche Beobachtung man den Eindruck gewinnen konnte, daß sich ohne Phosphor die Chlorophyllkörner überhaupt nicht entwickeln können. Magnesium vermag den Phosphor nicht zu ersetzen.

II. Ganz andere Verhältnisse herrschen bei der Vegetation, wo sich in der Nährlösung kein Magnesium befand. Die Pflanzen blieben allerdings gegenüber den Normalpflanzen in ihrer Entwicklung zurück, jedoch waren ihre Blätter ziemlich gut entwickelt und sehr schön grün gefärbt. Auch die Palisadenzellen waren reich an Chlorophyllkörnern. Überhaupt ließ das Aussehen der Pflanzen darauf schließen, daß sie sich nicht, wie dies bei jenen in der Nährlösung ohne Phosphor der Fall war, in einem pathologischen Zustande befinden.

III. Aus unseren Befunden läßt sich folgern, daß der Phosphor einen Anteil an dem Aufbau des Chlorophylls in der Pflanzenzelle hat. Züchten wir also die Pflanzen in einem phosphorfreien Nährmedium, so können sich die Blätter nicht entwickeln und die photosynthetische Assimilation des Kohlendioxyds, sowie die Bildung der Zellbausteine nicht vor sich gehen. Aus diesem Grunde ist dann auch die weitere Entwicklung der Pflanzen unmöglich. In

Anbetracht dessen können wir mit Recht behaupten, daß sich die Chlorophyllorgane ohne Phosphor nicht bilden können.

Es könnte da freilich eingewendet werden, daß sich die Pflanzen ohne Phosphor im Nährmedium deshalb so mangelhaft entwickeln, weil bekanntlich der Phosphor ein Bestandteil der formativen und plastischen Stickstoffverbindungen, wie Eiweißstoffe und Nucleine ist, welch' erstere die Grundlage des Protoplasma bilden, und welch' letztere hauptsächlich in den Zellkörnern vorkommen. Aber dieser Einwand wäre durchaus nicht stichhaltig. Willstätter behauptet in seiner Arbeit, daß nicht Phosphor sondern Magnesium im Chlorophyll vertreten ist und gibt dem kristallisierten Chlorophyll die Formel

$$C_{38}H_{42}O_7N_4Mg,$$

in welchem 3,53 % Magnesium enthalten sind.

Berechnen wir nun jetzt, wieviel Magnesium zur Bildung des Chlorophylls in den Blättern von *Zea Mais* (die ein bestimmtes Gewicht aufweisen) in unserem Falle gebraucht wird. Wir haben noch eine Reihe von Versuchen mit *Zea Mais* in einer Nährlösung ohne Magnesium angestellt, um genügend Material von Blättern zu erhalten. Unsere diesbezüglichen Versuche wurden in 48 Vegetationsgefäßen ausgeführt und die Resultate sind auf 100 Pflanzen berechnet. Das Gewicht von 100 ganzen Pflanzen, auf Trockensubstanz berechnet, betrug 137,9 g.

In der Nährlösung von Magnesium haben sich bei 100 Pflanzen von *Zea Mais* 75,6 g Blatt-Trockensubstanz gebildet.

Wir können annehmen, daß in der Blatt-Trockensubstanz von *Zea Mais* durchschnittlich 1,4 % Chlorophyll vorhanden sind. Folgedessen befinden sich in 75,6 g Blatt-Trockensubstanz 1,058 g Chlorophyll. Nehmen wir nun an, daß das Chlorophyll 3,53 % Magnesium enthält, so ist für den Chlorophyllaufbau in der Zelle der Blätter 0,0373 g Magnesium erforderlich. Wir fanden in der reinen Blatt-Trockensubstanz 0,036 % Magnesiumoxyd, oder 0,0217 % Magnesium.

In der reinen Blatt-Trockensubstanz im Gewichte von 75,6 g sind also 0,0272 g Magnesiumoxyd oder 0,0164 g Magnesium vorhanden.

Nach Willstätters Behauptungen wären 0,0373 g Magnesium für den Aufbau des Chlorophylls erforderlich. Wir fanden aber bloß 0,0164 g.

Wenn das Gewicht der Blatt-Trockensubstanz 75,6 g beträgt, so muß die ganze Menge von Magnesium, die sich auf 0,0164 g beläuft, nicht aussschließlich im Chlorophyll vorhanden sein, vielmehr verteilt sich dieselbe auch auf andere Zellbausteine.

Es sei noch erwähnt, daß *Zea Mais* eine Pflanze ist, welche nicht nur für die Entwicklung der Blätter, sondern auch der anderen Organe verhältnismäßig viel Magnesium braucht.

Willstätter sagt in seinen Arbeiten „Über das Leben der Pflanze“ folgendes:[1])

„Das Leben der chlorophyllhaltigen Pflanzen ist vorwiegend synthetisierend. Während die Biologie bisher auf eine Erklärung der chemischen Funktion des Chlorophylls verzichtete, erlaubt nun der Nachweis des Magnesiums im Chlorophyll aller Pflanzenklassen wohl die Folgerung, daß die Assimilation der Kohlensäure eine Reaktion des basischen Metalles Magnesium ist; das seine große Verbindungsfähigkeit bekanntlich auch in komplexen organischen Molekülen aufweist. Die Kohlensäureaufnahme ist wahrscheinlich ein Prozeß wie die Grignard'schen Synthesen.“

Wenn die Hypothese von Willstätter richtig sein soll, wie könnten sich in einem Nährmedium ohne Magnesium bei 100 Pflanzen 137,9 g Pflanzenmaterie (in der Trockensubstanz) bilden? Wir haben in der Trockensubstanz der ganzen Pflanze 45,7 $^0/_0$ Kohlenstoff gefunden, also würden sich in 137,9 g Pflanzenmaterie 63,02 g Kohlenstoff befinden, welche zur Synthese der Zellbausteine der Pflanzen dienen. Die gefundenen Kohlenstoffquantitäten repräsentieren aber nicht die Gesamtmenge des Kohlenstoffs, welcher in Form von Kohlendioxyd aus der Luft assimiliert wurde. Die Pflanze benötigt für ihren Atmungsprozeß während der ganzen Vegetationsperiode große Mengen abbaufähiger Kohlenhydrate. Nimmt man nun an, daß in unserem Falle ca. 32 g Kohlenstoff in Form von Kohlensäure ausgeatmet werden, so beträgt die von 100 Pflanzen assimilierte Gesamtmenge des Kohlenstoffs in Form von Kohlendioxyd während der ganzen Vegetation 95,02 g. Wir sehen also, was für eine große assimilatorische Kraft das Chlorophyll, selbst wenn sich Magnesium im Minimum und andere Vegetationsfaktoren im Optimum vorfinden, besitzt.

Zu Willstätters Hypothese ist noch zu bemerken, daß es nicht notwendig ist, die Wirkungsweise des Chlorophylls nur durch die Grignardsche Synthese zu erklären, es genügt und entspricht auch den tatsächlichen Verhältnissen in der chlorophyllhaltigen Zelle, daß es sich hier um eine Sauerstoffübertragung handelt. Durch Magnesium, Kalium-, Natrium-Ionen werden diese Prozesse in der gleichen Weise beschleunigt, wie dies bei der Entwicklung der belichteten photographischen Platte durch die genannten Ionen der Fall ist.

Unsere mit größter Sorgfalt ausgeführten Versuche dokumentieren, daß nicht nur Magnesium, sondern auf alle Fälle Phosphor und vielleicht auch Kalium zum Aufbau des Chlorophylls notwendig ist.

Wir lassen hier auch die Abbildungen unserer Wasserkulturversuche mit *Polygonum fagopyrum* und *Zea Mais* folgen.

## Versuche mit Polygonum fagopyrum.

In Tafel VI, Gruppe I befanden sich in der Nährlösung alle Nährstoffe.

---

[1]) R. Willstätter, Untersuchungen über Chlorophyll. (Annalen der Chemie. Bd. 350.)

In Tafel VII, Gruppe II waren in der Nährlösung alle Nährstoffe mit Ausnahme von Magnesium vertreten.

In Tafel VIII, Gruppe III fehlte in der Nährlösung Phosphor.

Die Pflanzen aus Gruppe I und II wurden nach 60 Vegetationstagen, jene aus Gruppe III nach 40 Vegetationstagen photographiert.

Versuche mit *Zea Mais.*

In Tafel IX sind alle 3 Gruppen veranschaulicht.

Im Vegetationsgefäße aus Gruppe I befanden sich in der Nährlösung alle Nährstoffe.

Im Vegetationsgefäße aus Gruppe II waren in der Nährlösung alle Nährstoffe vertreten, nur Magnesium fehlte.

Im Vegetationsgefäße aus Gruppe III waren in der Nährlösung alle Nährstoffe bis auf Phosphor vorhanden.

Die photographische Aufnahme von den Pflanzen aus der I. und II. Gruppe wurde nach 105 Vegetationstagen, aus der III. Gruppe nach 45 Vegetationstagen vorgenommen.

Nicht uninteressant sind auch die Abbildungen von *Zea Mais* aus der I. und II. Gruppe nach 65 tägiger Entwicklung in Tafel X und XI. Man ersieht daraus, daß die Unterschiede in der Entwicklung der Pflanzen aus der I. und II. Gruppe nicht bedeutend sind. Erst später entwickelten sich die Pflanzen aus der I. Gruppe, wo also alle Nährstoffe in der Nährlösung vorhanden waren, stärker und jene aus der II. Gruppe (ohne Magnesium in der Nährlösung) blieben im Vergleiche zu ersteren zurück. Die Wasserkulturen aus der III. Gruppe (ohne Phosphor im Nährmedium) (siehe Tafel XII) waren gleich vom Anfange an eine nur kümmerliche Vegetation. Die photographische Aufnahme von diesen Pflanzen erfolgte nach 45 Vegetationstagen.

## Resumé.

1. Der Phosphor dient nicht nur zur Bildung des Cytoplasmas und Karyoplasmas, sondern auch zum Aufbau des Chlorophylls in der chlorophyllhaltigen Zelle. Bei dem Aufbau des Chlorophylls in der Pflanzenzelle ist dem Phosphor eine hochwichtige Rolle zugewiesen.

2. Das Chlorophyll besteht aus drei verschiedenen Arten von Verbindungen:

a) Dem Phäophorbin und dessen Metallverbindungen, die von Willstätter und seinen Mitarbeitern festgestellt wurden. Dieselben sind in Alkohol und Äther, nicht in Petroläther löslich.

b) Dem Phäophytin und den Phäophytiden, die in Äther fast unlöslich, in Alkohol und Petroläther löslich sind.

c) Die Chlorolecithinen oder Phäophorbinphosphatide, das sind Verbindungen von Phäophorbin oder Phäophytin

mit Phosphoglyceriden, wie Hoppe-Seyler, Gautier und Stoklasa angenommen haben. Dieselben sind ebenso wie deren Metallverbindungen in allen drei Lösungsmitteln löslich. Vielleicht kommen auch Phäophytin-Glyceridrester, ohne Phosphorsäuregehalt, Chlorophyllane vor.

3. Die Phosphorsäure ist an Glyceridreste von ungesättigten Säuren oder Oxysäuren gebunden. Im Frühjahre und Sommer bilden sich die ungesättigten Säuren, daneben verläuft eine Oxydation zu Oxysäuren, die auch am Präparate, sowie an den aus demselben gewonnenen Säuren weiter fortschreitet.

Dabei spielt wahrscheinlich das Phäophorbin die Rolle eines Katalysators und zwar im Sonnenlichte eines im Sinne der Reduktion, im Dunkeln im Sinne einer Oxydation.

4. Die Metallverbindungen enthalten vorwiegend Magnesium, doch ist auch Calcium und Kalium zugegen. Das Magnesium muß man als treuen Begleiter des Phosphors bei dem Bau und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen ansehen.[1])

5. Es wurde eine Methode ausgearbeitet, welche die annähernde Bestimmung von Phäophorbin neben Phytol ermöglicht und eine teilweise Isolation der Säuren zuläßt.

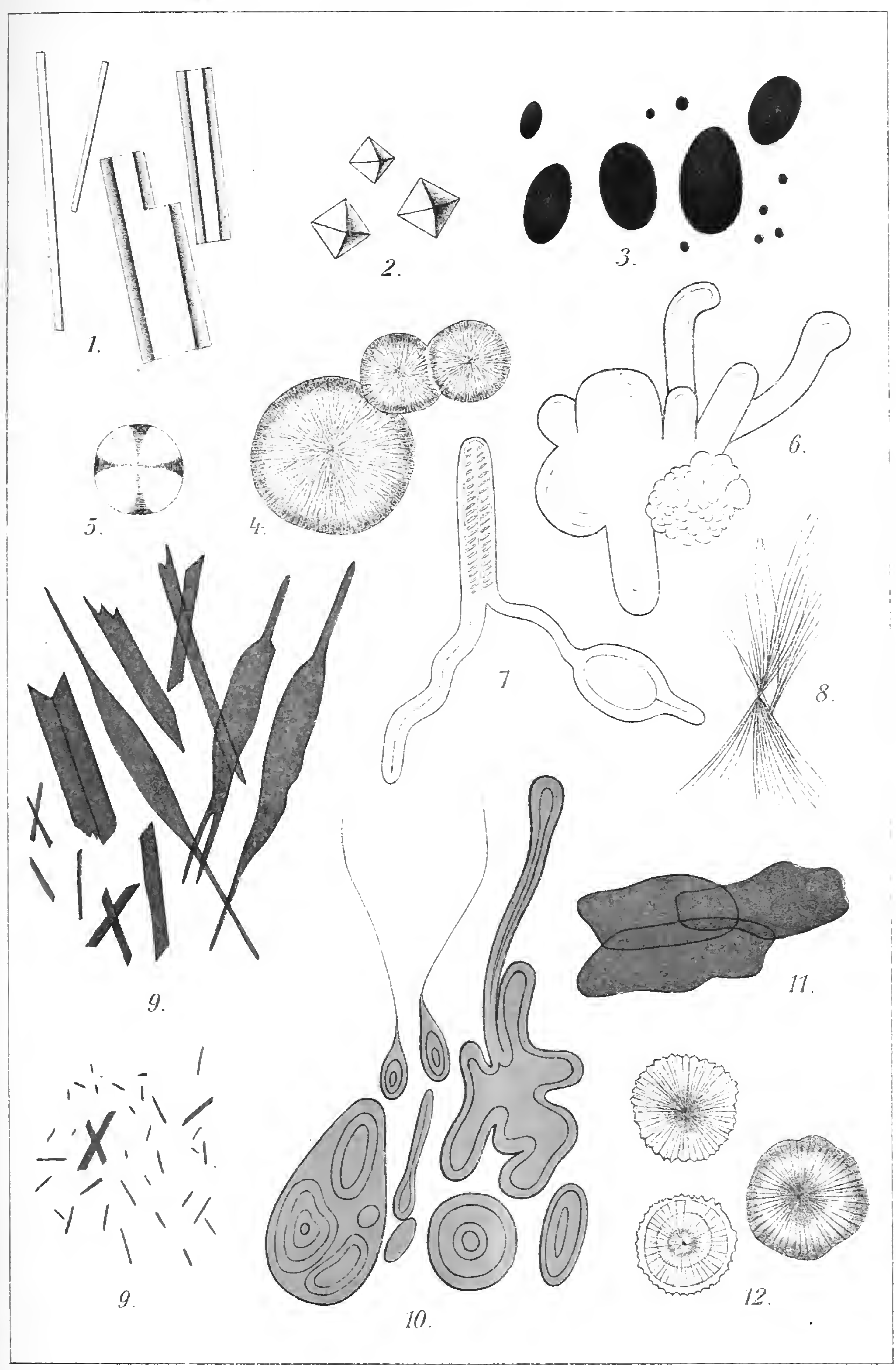
6. Die Farbenänderung des Blattes im Herbste ist auf hydrolytische Spaltung des Chlorophylls und Entstehung von Phäophytin und Phosphatiden zurückzuführen; diese Stoffe, selbst bräunlich gefärbt, lassen die gelbe und rote Farbe des Xantophylls und der Carotene zur Geltung kommen. Diese Frage werden wir noch weiter studieren.

7. Die farblosen Lecithine, Cholinderivate sind nicht mit dem Chlorophyll in Bindung, sondern kommen nur zugemischt vor. Vielleicht stehen dieselben in genetischem Zusammenhange mit den Chlorolecithinen.

Unsere Untersuchungen bezüglich des chemischen Charakters des Chlorophylls setzen wir weiter fort, wobei es sich uns hauptsächlich darum handelt, größere Quantitäten von kristallisiertem Chlorophyll von verschiedenartigen Pflanzen zu Vergleichszwecken zu gewinnen.

---

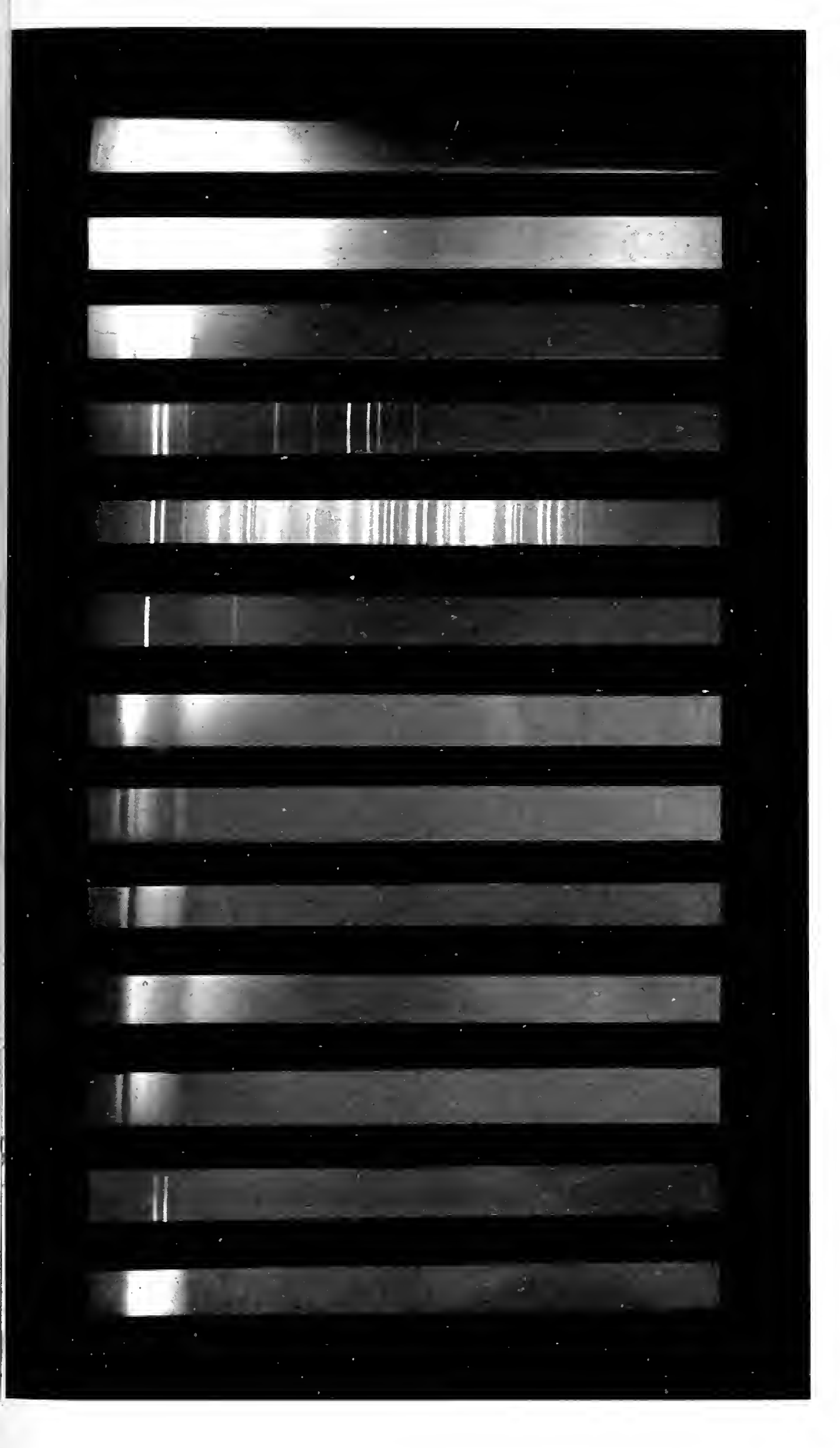
[1]) Nach den Untersuchungen von Luigi Bernardini und Giuseppe Morelli, O. Loew, L. Bernardini u. G. Corso, L. Bernardini u. A. Siniscalchi, Plato u. J. Tribot (siehe Atti. R., Accad. dei Lincei 1912; Comp. rend. d. l'Acad. des Sciences, Tome 148; Staz. sperim. agrar. ital. Bd. 41. 42 u. 43; Landw. Jahrbücher 1902; Landw. Versuchsst. 1892) ist anzunehmen, daß das Magnesium im Pflanzenorganismus dazu bestimmt ist, die Phosphorsäure in die Nucleoproteïde des Zellkerns, sowie in die Chlorophyllorgane einzuführen, weil die Phosphorsäure am leichtesten aus Magnesiumphosphat abspaltbar ist.




E. Senft del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





*Nernstlampe.*

*Petroleumäther.*

*Chlorophyllösung.*

*Absorptionsspektrum der Hg-Strahlen.*

*Spektrum der Quecksilberquarzlampe.*

*Kalium und Natriumspektrum.*

*Äther.*

*Chlorophyll aus Galeopsis.*

*„ (verdünnt).*

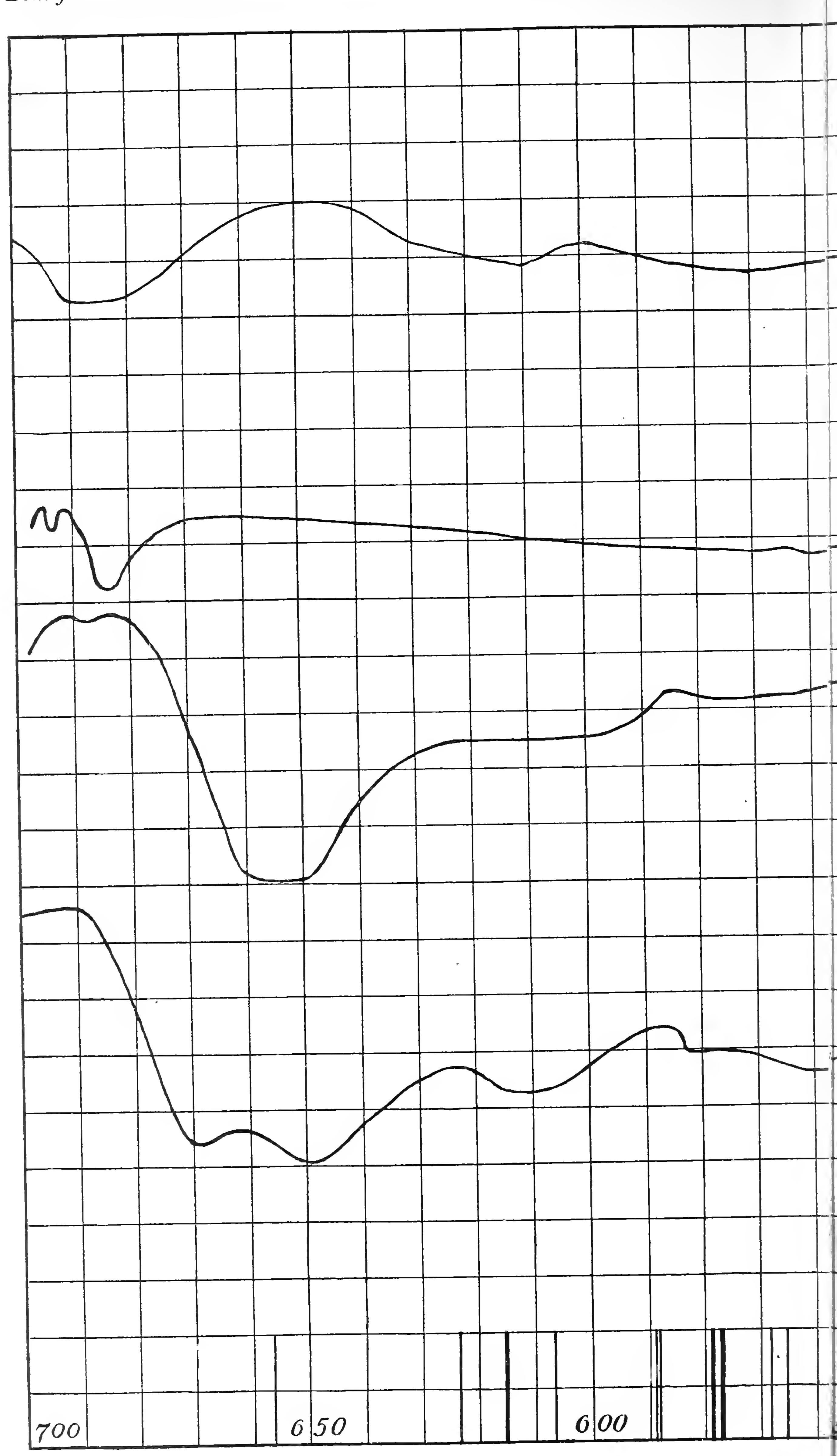
*Äther.*

*Chlorophyll aus Ahorn.*

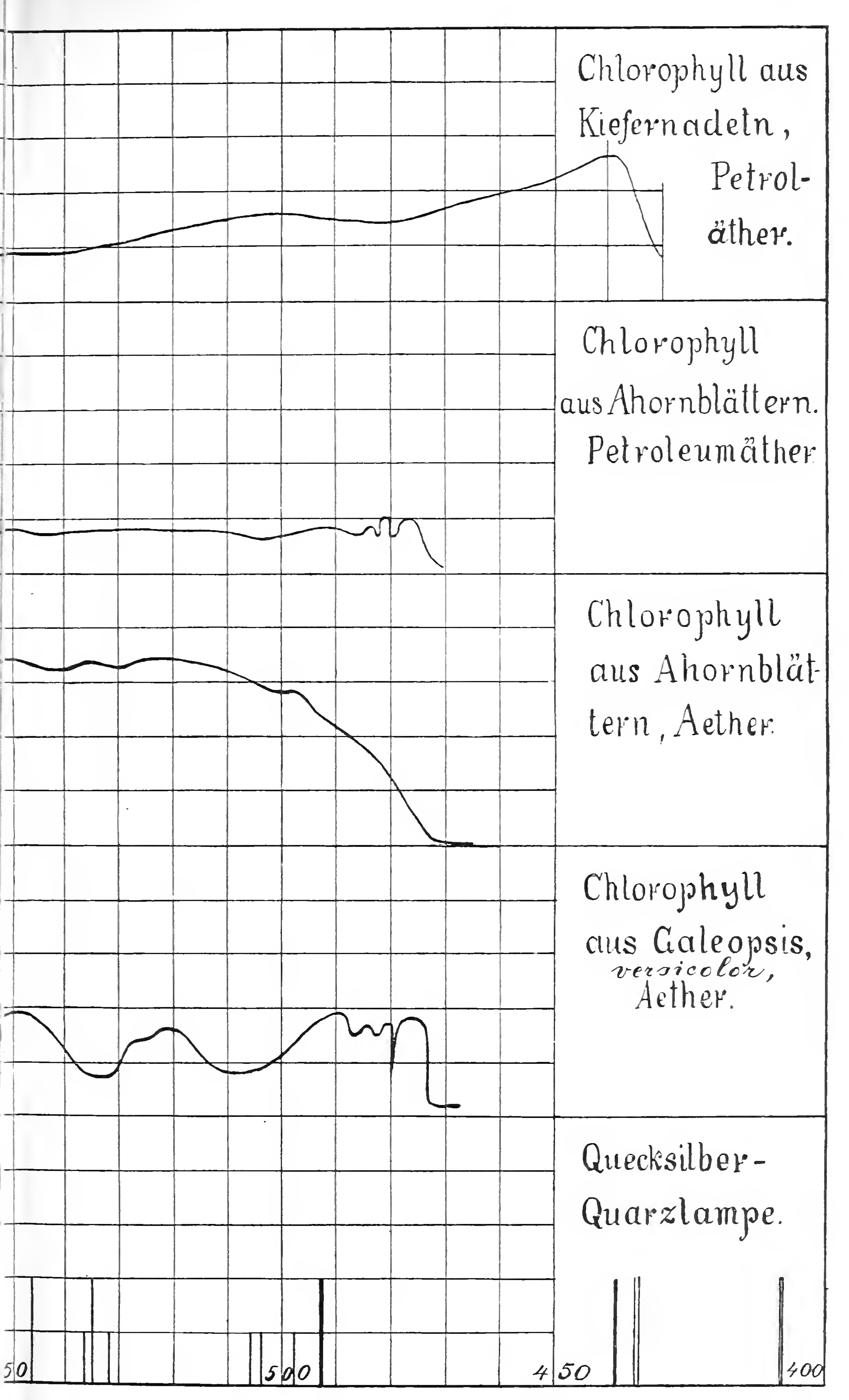
*„ Absorption der Hg-Strahlen.*

*Phytol.*


B D
AL HISTO

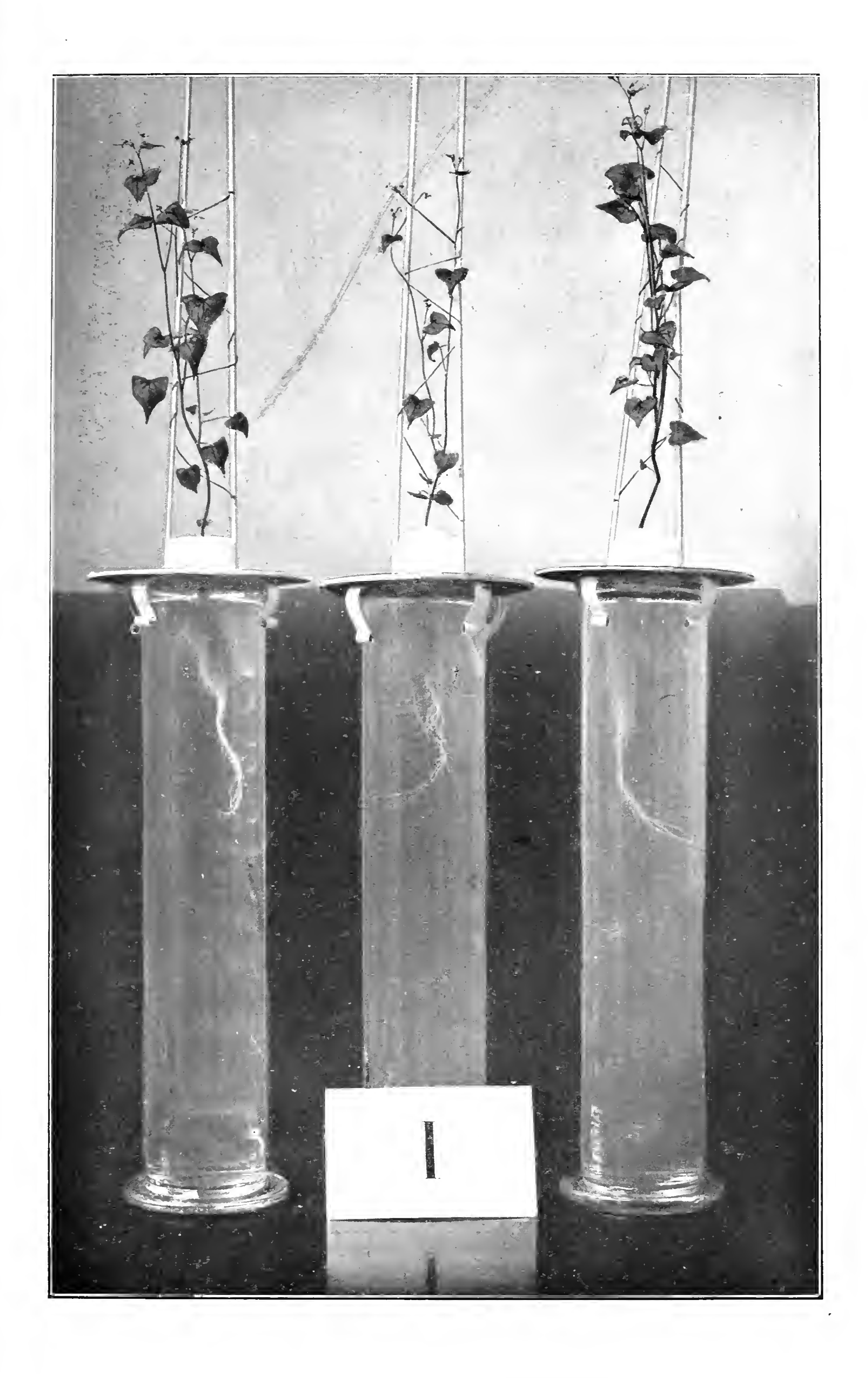



J. Stoklasa, J. Šebor et E. Senft.



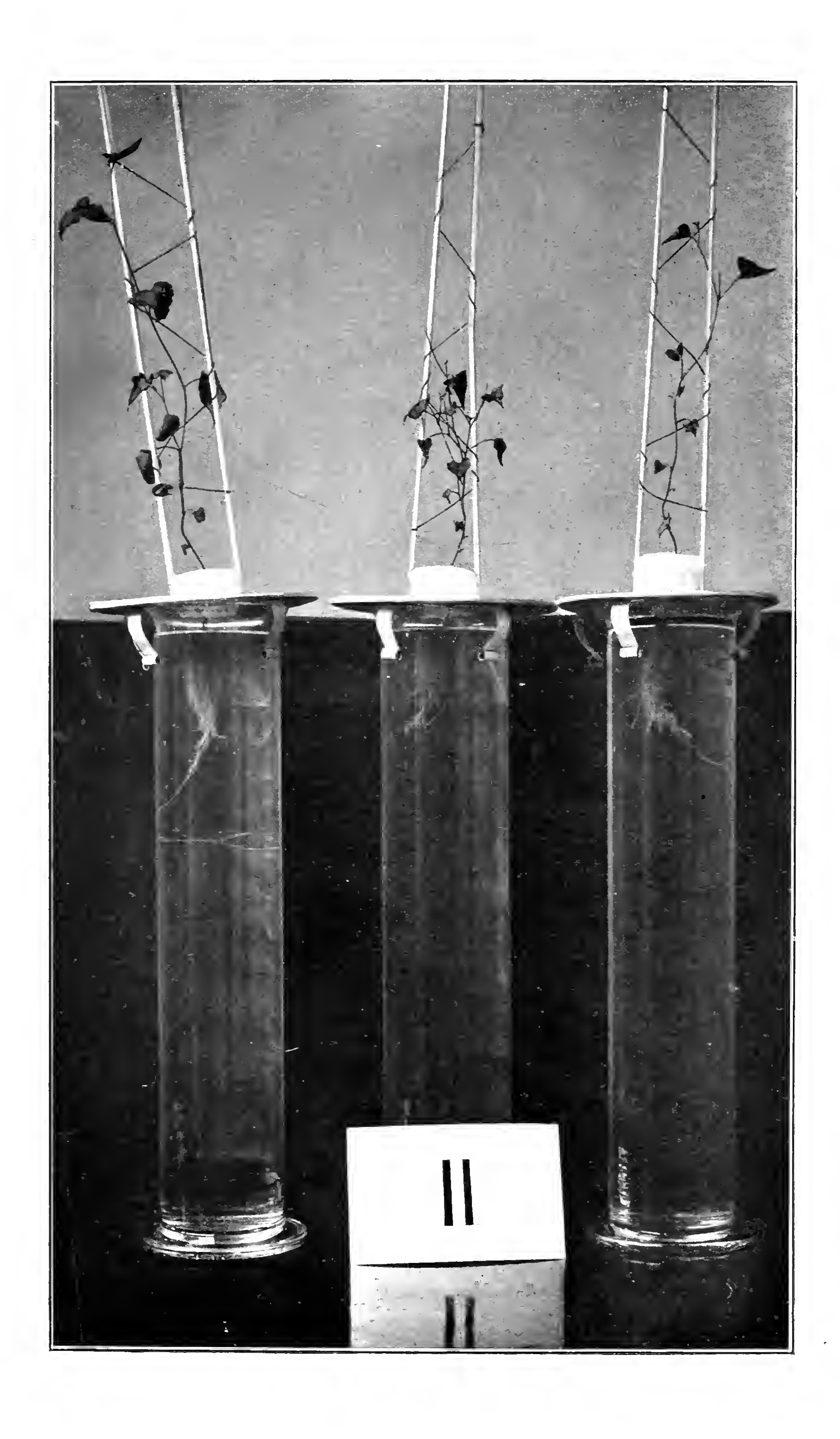

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



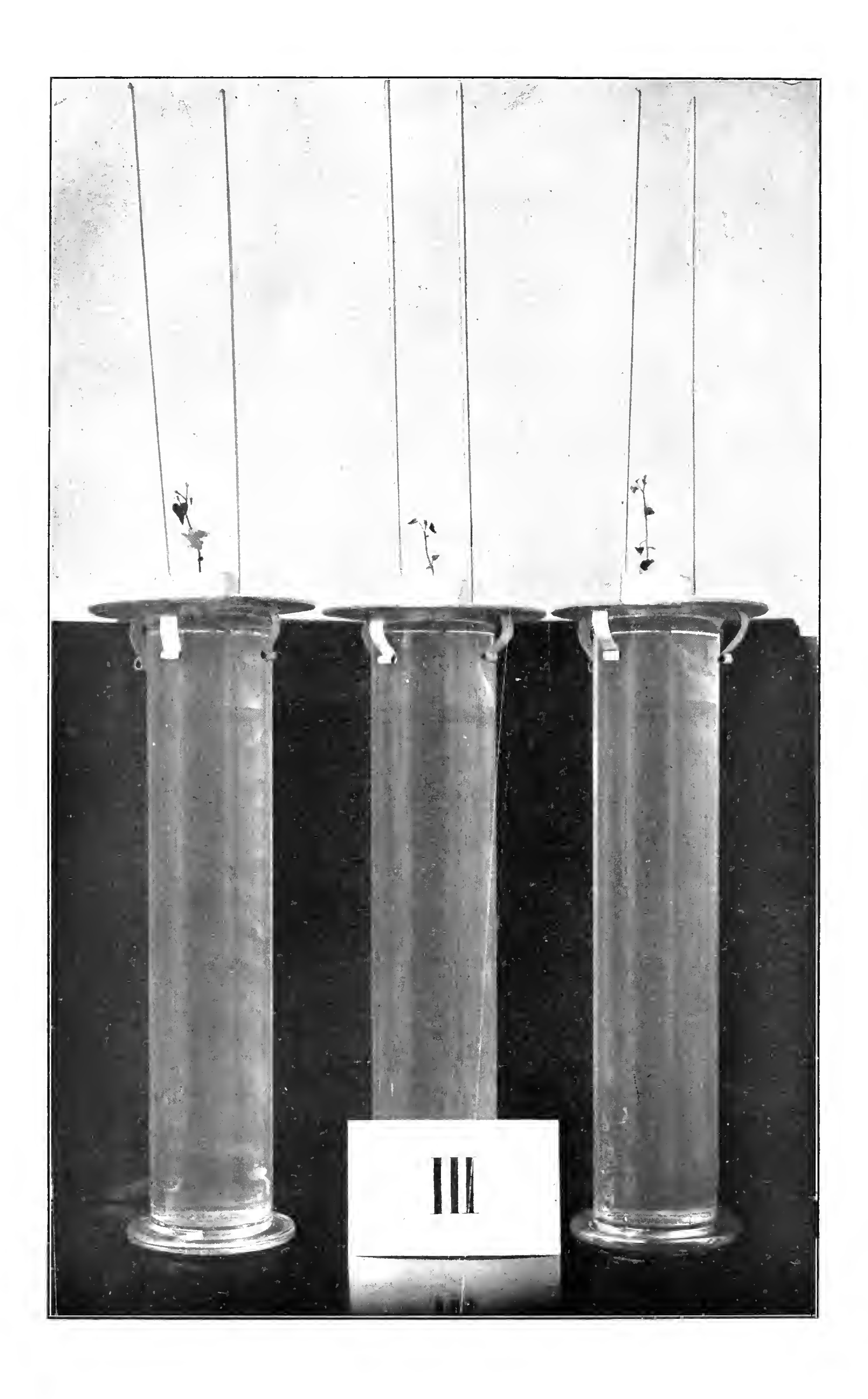



J. Stoklasa, J. Šebor et E. Senft. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.




II






*J. Stoklasa, J. Šebor et E. Senft.* *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



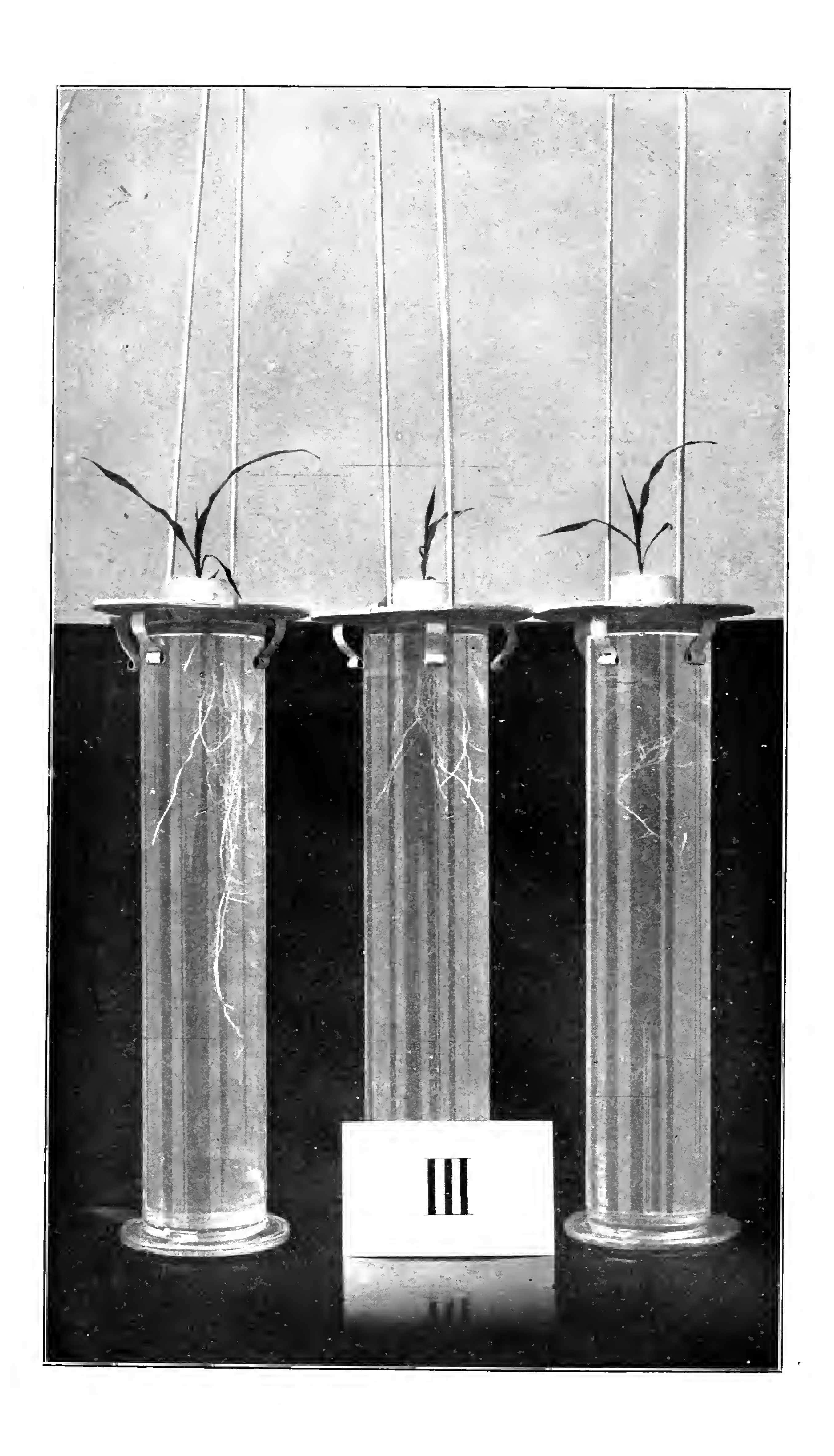
*J. Stoklasa, J. Šebor et E. Senft.* *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY


I




II




*J. Stoklasa, J. Šebor et E. Senft.* *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

# Beihefte

zum

# Botanischen Centralblatt.

---

## Original-Arbeiten.

---

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm

in Berlin.

---

## Band XXX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

---

1913

Verlag von C. Heinrich

Dresden - N.

Ausgegeben am 1. September 1913.

# Inhalt.



Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

# Untersuchungen an Bananenblütenständen.
## I.—IV. Teil.

Von

Paul Baumgartner.

Mit Tafel XIII und 26 Abbildungen im Text.

## Vorwort.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, auf Grund möglichst allseitiger morphologischer Untersuchung einiger Bananenblütenstände die normalen und abnormen Blütenformen der Bananen zu schildern und die Natur ihrer Partialinfloreszenz zu ergründen, sowie die Besonderheiten der untersuchten Arten hinsichtlich dieser Teile in ihrer Abhängigkeit von den gestaltenden Kräften darzustellen.

Infolge des allzu großen Umfangs der ganzen Arbeit kann hier nur ein Teil der untersuchten Fragen behandelt werden, nämlich:

1. Die allgemeinen Grundlagen: Terminologie, Systematik und Wachstumsbedingungen;
2. Materialbeschreibung;
3. Ontogenie der Blüte;
4. Der Bau der einzelnen Organe der normalen Blüte.

Die zum größten Teil fertig vorliegenden Resultate der weiteren Untersuchungen werden später veröffentlicht.

In der Benennung der Arten halte ich mich streng an Schumanns Bananenmonographie in „Engler, Das Pflanzenreich" und lasse deshalb alle Autorennamen weg. Schwierigkeiten entstehen nur insofern, als die hauptsächlichsten Kulturbananen *Musa paradisiaca* und *sapientum* in jener Arbeit als Subspezies mit anderen Formen zu einer einzigen Art vereinigt werden im Gegensatz zum

früheren Usus. Um allen verständlich zu sein, führe ich jede dieser Formen mit dem vollen Namen nach Schumann an, wobei aber die früher nicht üblichen Bezeichnungen eingeklammert werden. Statt *M. paradisiaca* schreibe ich also *Musa paradisiaca* (subsp. *normalis)* und statt *M. sapientum* heißt es *M. (parad.* subsp.) *sapientum* etc.

Die Untersuchung von *M. Ensete* und *Cavendishii* wurde im Laboratorium des Botanischen Museums der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich durchgeführt und die Originale der Zeichnungen zumeist Herrn Prof. Dr. C. Schröter vorgelegt. Die aus dem Bot. Garten der Universität Zürich stammenden Rhodochlamydeen-Infloreszenzen hingegen wurden zu Hause untersucht, da eben Ferien waren. Hierdurch wurde auch ein für einige Fragen notwendiges fast ununterbrochenes Arbeiten ermöglicht.

Daß ich manche Frage nur andeutungsweise berühren und bei manchen keine sichere Lösung bringen konnte, ist die unausbleibliche Folge der Unmöglichkeit, stets das nötige frische Material dieser bei uns so selten blühenden Gattung zu beschaffen.

Es drängt mich, Herrn Prof. Dr. Schröter auch hier nicht nur für die Überlassung und Beschaffung von Material und Literatur, sondern vor allem auch für die Geduld gegenüber dem langsamen Fortschreiten der Arbeit und für seinen Rat bei der Abfassung meinen lebhaftesten Dank auszusprechen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, den Herren Dr. Ullmann-Mammern, Prof. Wegelin-Frauenfeld und Prof. Dr. Hans Schinz für Übersendung und Überlassung von Material und für Förderung durch Beantwortung von Fragen auch hier zu danken.

---

# Inhaltsübersicht.

# I. Allgemeiner Teil.

## A. Terminologie.

In der Bananenliteratur finden sich für die einzelnen Teile der Bananen, besonders aber für die Teile der Blüte eine größere Zahl von z. T. einander widersprechenden, z. T. irreführenden oder wenigstens hier in einem sonst nicht üblichen Sinne angewendeten Namen. Ein Vergleich der Resultate der Bananenforscher wird dadurch erheblich erschwert, ebenso ein Vergleich ihrer Resultate mit den an anderen Gattungen und Familien gewonnenen. Ich habe mich dadurch nach langem Zögern veranlaßt gesehen nach Bezeichnungen zu suchen, die einerseits in die übliche Nomenklatur hineinpassen, anderseits das Wesentliche möglichst scharf herausheben. — Auch sachlich zeigt die Bananenliteratur Widersprüche in den Angaben über besonders wichtige Teile. So sehe ich mich genötigt, in diesem orientierenden Abschnitte kurz das zusammenzustellen, was von den bisherigen Resultaten als Grundlage zum Studium meiner Arbeit vorausgesetzt werden soll; doch werde ich auch hier schon neue Resultate einflechten, wo es zweckmäßig erscheint.

### a. Stellung und Diagramm der Blüte. Terminologie der Blüte und ihrer Teile.

#### 1. Gruppierung der Blüten (die Schar oder Partialinfloreszenz. Fig. 1).

In der Achsel eines Tragblattes (Braktee) findet sich meist eine stattliche Zahl von Blüten (Maximum bisher 48); seltener finden sich nur 2—6 oder gar nur eine Blüte. Die Blüten zeigen bekanntlich eine sehr charakteristische Anordnung, indem sie — bei kleinerer Zahl — in einer einzigen oder — bei 7 und mehr Blüten — in 2 Querreihen stehen, die wenigstens bei höheren Zahlen stets sehr deutlich unterschieden sind. Mehr als 2 Reihen treten nie auf. Die **Aussenreihe** (= vordere, phylloskope Reihe) enthält, was bisher oft übersehen wurde, in letzterem Falle eine etwas (um 1—4) kleinere Zahl von Blüten, die vor den Lücken der Blüten der **Innenreihe** (= hintere, axoskope Reihe) stehen, doch so, daß links[1]) stets vor jeder Lücke eine Blüte der Außenreihe steht, die linke Hälfte also durchaus **zwei**reihig ist, während rechts sich öfter

[1]) Rechts und links immer gleich zur Rechten oder Linken des Beobachters.

vor den 2—4 äußersten Lücken, in der Regel wenigstens vor der am meisten rechts befindlichen Lücke der Innenreihe keine Blüte der Außenreihe mehr befindet, die Anordnung zu äußerst rechts also **ein**reihig ist. Die Gruppierung ist also **asymmetrisch**, aber doch gesetzmäßig! Die Blüten beider Reihen oder der einzigen Reihe stehen meist ganz dicht und berühren sich daher von unten bis oben, sich in der Kontur gegenseitig beeinflussend. — Die äußerste oder äußersten Blüten rechts und links nenne ich rechte und linke **Randblüten**, die andern (ohne Rücksicht auf die Zugehörigkeit zur Außen- oder Innenreihe!) **Binnenblüten**. — Die Zählung der Blüten beginne ich, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, aus später zu erwähnenden Gründen rechts. — Die Blüten sitzen [1]) meist einer gemeinsamen Grundlage auf, dem **Blütenpolster** oder **Podium** (Fig. 6 I—III). Es ist dies eine langgestreckte, bald etwas höhere, bald niederere (bei andern Arten ganz fehlende) Vorragung im Grunde der Achsel des Tragblattes, eine Vorragung, die stets phylloskop auf die ganze Länge und Höhe mit der Basis des zugehörigen Tragblattes verwachsen ist und da-

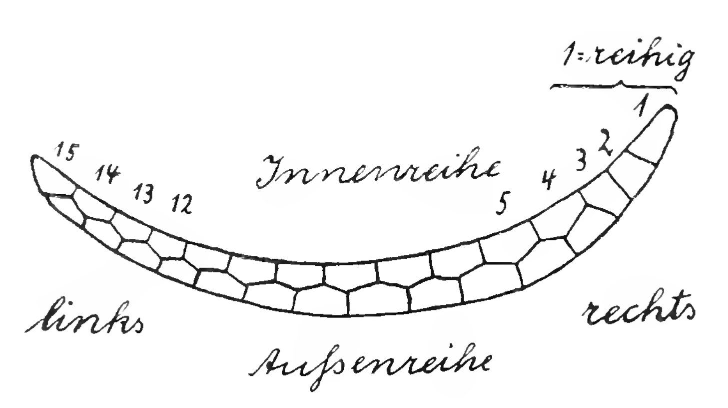



Fig. 1. Schema der Anordnung der Blüten in der zweireihigen Schar, von oben gesehen. Zählung der Blüten der Innenreihe.

her leicht übersehen werden kann. Ist ein Podium vorhanden, so bleibt es natürlich meist mit den Brakteen an der Achse, da es mit ihnen verwachsen ist, oder fällt mit ihnen ab. Dadurch ist wohl auch in der Regel das Verhalten der nichtfruchtenden Blüten bestimmt. Fehlt ein Podium, so sitzen die Blüten also direkt der Achse auf, so daß Brakteen und Blüten unabhängig voneinander abfallen können.

Schumann nannte die Gesamtheit der in einer Tragblattachsel stehenden Blüten „seriale Schar". Auf Grund meiner von Schumann abweichenden Resultate über die Entstehung der eigen-

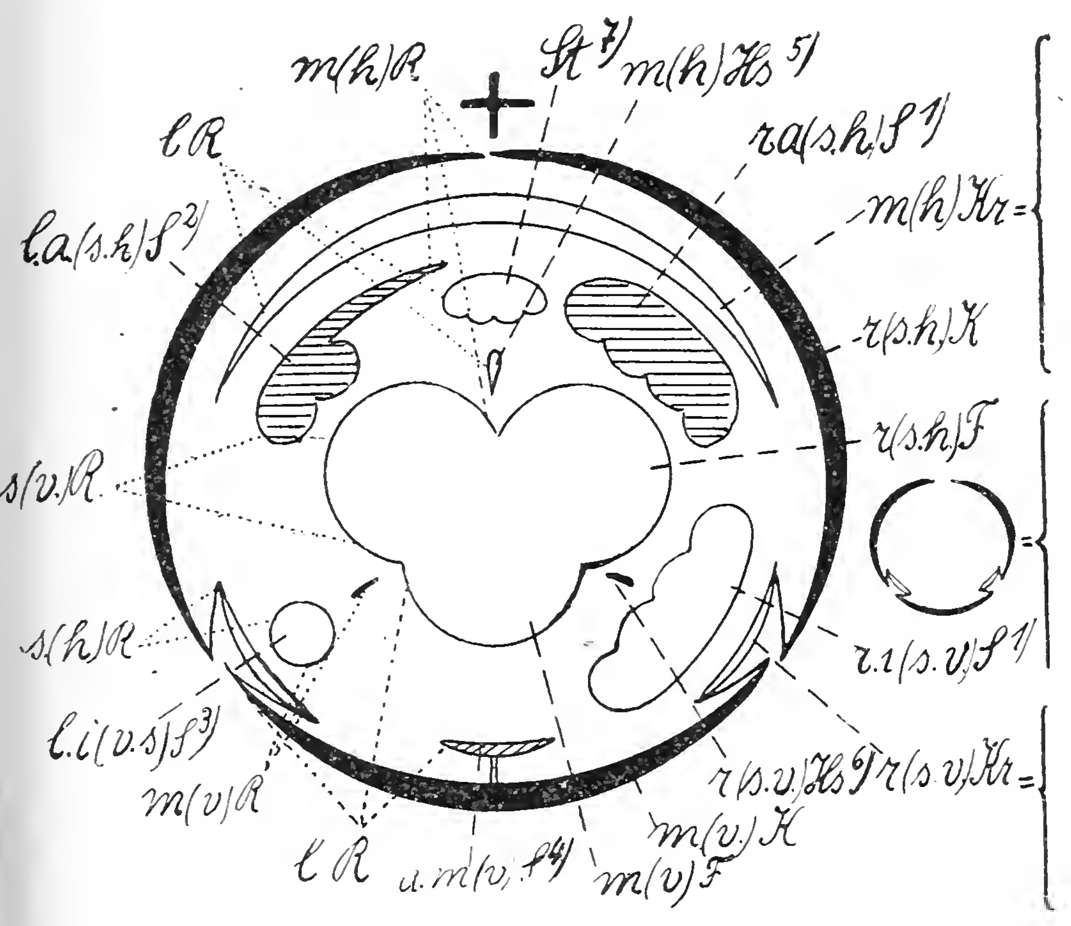
---

[1]) Doch heißt es von den Eumuseen *M. Banksii*: „bacca longe pedicellata", von *M. tomentosa:* „bacca basi crasse pedicellata", von der Rhodochlamydee *M. sumatrana:* „baccas basi in pedicellum 2 cm longum acuminatas." Da die betreffenden Formen in keiner anderen Hinsicht besonders primitiv zu sein scheinen, und da bei *M. tomentosa* wenigstens auch eine Zuspitzung im oberen Teil der Frucht zu finden ist, liegt der Gedanke nahe, daß es sich auch hier nicht um ein sonst fehlendes Organ, also um einen echten Stiel handle, sondern um einen basalen nicht oder relativ wenig anschwellenden Teil des Fruchtknotens, der so einen Stiel vortäuscht. (S. auch Fig. 12 b: Beginn solcher Stielbildung?)

artigen Gruppierung verwende ich die neutralen Namen **Schar** oder **Partialinfloreszenz.**

## 2. Grundzüge des Diagramms.

Die Blüten aller Bananen haben, wie unter anderen Alex. Braun (s. Wittmack) durch sorgfältige Untersuchung der ausgewachsenen Blüte und Payer durch Klarlegung der Ontogenie nachwiesen, trotz Zygomorphie in Hülle und Andrözeum den typischen Bau der Liliiflorenblüten mit unterständigem Fruchtknoten. Sie zeigen also fünf Kreise (wenn die innerhalb der Fruchtfächer gelegenen interseptalen Honigdrüsen als besonderer — innerer Fruchtblatt- — Kreis dazugerechnet werden, aber sechs Kreise), von denen die zwei äußersten auf die Hülle, die zwei folgenden auf das Andrözeum und der Rest auf das Gynözeum fällt. Die Kreise werden normalerweise dreigliedrig angelegt,




*Calycis lobus inferior interior* (Bot. reg.).
*Petalum* (neuere engl. Aut.).
*Labellum* (Crüger, Knuth).
Freies Blumenbl. (Schacht).
Oberlippe (Wittmack).
*Tepalum liberum* (Schumann)
**Medianes Kronblatt** (Verf.)

*Calycis lobus superior exterior* (Bot. reg.).
*Calyx* (besonders engl. Aut.).
Unterlippe (Wittmack).
Fahne (Werth).
Ob. Perig.-Abschn. (Knuth).
**Mehrblättr. Hüllteil** (Verf.).

Akzessorische Zipfel.
Kommissuralzipfel.
Inn. Perigonialteile (Krüger)
*Tepala minora* (Schumann)
**Seitliche Kronblätter** (Verf.)

Fig. 2. Benennung der Blütenorgane und ihrer Teile. Darstellung verschiedener Staubblattformen etc.

*F* Fruchtblatt. *Hs* Honigspalte. *K* Kelch (äußerer Hüllkreis, schwarz). *Kr* Kronblatt, das mediane „lippig", die seitlichen „fädig" und mit Kelchbl. verwachsen. *R* Rand (resp. Hälfte, Teil etc.). *S* Staubblatt; schraffiert: äußerer Kreis; weiß: innerer Kreis. *St* Staminodium (rudimentäres medianes Staubblatt des inneren Kreises, mit Anthere). — *a* äußeres, *h* hinteres, *i* inneres, *l* linkes, *m* medianes resp. medianwärts gerichtetes, *r* rechtes, *s* seitliches resp. nach der Seite gerichtetes, *v* vorderes Organ (resp. Rand, Hälfte etc.). — *1* normale Staubblattentwicklung, bei voller Größe. *2* Medianwärts gerichtete Hälfte mit häutigem Flügel am Filament, ohne Antherenhälfte; vordere Hälfte normal. *3* auf Filament reduziert. *4* ebenso, doch flach, ähnlich seitl. Kronbl. und mit Perigonröhre verwachsen. *5* Hs. offen. *6* Hs. verwachsen, geschlossen. *7* nicht von voller Größe, sonst ± normal.

mit $^2/_1$ Stellung des äußersten Kreises und — wenigstens bei der Anlage — unter strenger Alternanz der Glieder der verschiedenen Kreise. — Die Symmetrale der Blüte ist ± nach der Infloreszenzachse gerichtet (also so, als ob die Blüten an unverzweigter Achse stünden). — Vorblätter fehlen dem Genus, resp. den *Musoideae* K. Schum. (finden sich aber bei allen anderen *Musaceae*, d. h. den *Strelitzioideae* K. Schum.).

### 3. Die Blütenteile und ihre Benennung. (Fig. 2).[1])

a. **Die Blütenhülle.** Ebenso eigenartig wie die Gruppierung der Blüten ist auch ihr Bau in den Einzelheiten. Gerade hier werden oft die wertvollen Mitteilungen älterer Autoren nicht berücksichtigt oder ihre Bedeutung nicht genügend erkannt, sodaß ich alle entscheidenden, auch neue Tatsachen hier anführen zu müssen glaube.

Bei gewissen Arten sind die beiden äußersten, die Hülle bildenden Kreise nach Ort und Zeit der Entstehung und später nach Aussehen und innerm Bau deutlich geschieden, so z. B. bei *M. Ensete.* Nach Wittmack haben bei ihr die äußern Blätter in der Struktur Ähnlichkeit mit den Tragblättern. Ich fand bei ihnen eine größere Zahl von Gefäßen und von begleitenden Gerbstoffzellreihen. Ferner zeigen sie (Fig. 3) phylloskop (und damit im Gegensatz zum normalen Laubblatt nicht auf der der Achse zugewendeten Seite, in Übereinstimmung mit ihm aber auf der infolge der ± senkrechten Stellung besser belichteten Seite, hier

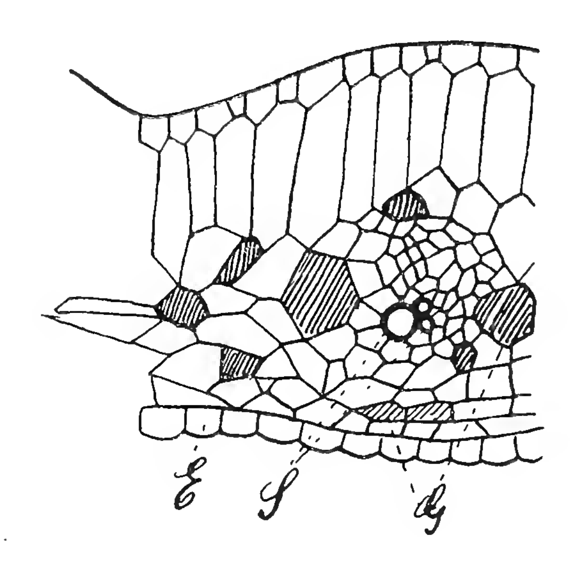



Fig. 3. Schnitt durch einen Teil eines Kelchblattes von *M. Ensete,* etwas schematisiert.

*E* dem Andrözeum zugewandte Epidermis. *S* Spiralgefäß. *G* (schraffiert) Gerbstoffzellen.

also der Unterseite!) unter der Epidermis eine Schicht großer radial gestreckter Zellen ähnlich Palisadenzellen. An den Blättern des innern Kreises fand ich keine solche Schicht. Ferner fand ich an den Blättern des äußern Kreises oft Spaltöffnungen, nicht aber an denen des innern Kreises.[2]) Endlich legen sich die Blätter des äußern Kreises bei *M. Ensete* (im Gegensatz zu andern!) ähnlich an wie die Brakteen, während die des innern Kreises ganz andere Anlageform zeigen und zuerst durchaus an Staubblattanlagen erinnern. (Fig. 16h.) Wiewohl die Blätter des äußern Kreises nie grün sind, nenne ich sie (aber nur sie) wegen dieser Übereinstimmungen und Differenzen doch **Kelchblätter.**

---

[1]) Über die Benennung durch andere Autoren s. Fig. 2.

[2]) Nach Palla finden sich aber auch am Filament gegen das Konnektiv hin zerstreute Spaltöffnungen, so daß sie bei längerem Suchen vielleicht doch auch irgendwo an den Kronblättern zu finden sind.

Die Blätter des 2. Kreises sind wenigstens bei *M. Ensete* in abnormen Fällen alle (normalerweise aber nur eines) ausgesprochen kronblattartig. Ich nenne daher alle drei (nicht nur das mediane, das sich später oder von Anfang an besonders entwickelt) **Kronblätter.** Meistens sind aber die Unterschiede zwischen Kelch- und Kronblättern dadurch verwischt, daß 1) der Kelch eine blumenkronartige Färbung erhält; 2) die Kronblätter sich (abgesehen von abnormen Fällen) sehr stark differenzieren, wobei die beiden phylloskopen immer mehr Farbe und Gestalt der Kelchblätter annehmen und mit letztern verwachsen; in extremen Fällen so sehr, daß die freien Enden nur noch kleine Zipfelchen (Fig. 4b und Fig. 21) auf einer 10 und mehr mal längeren Basalzone bilden. Es entsteht damit — abgesehen vom abweichenden Verhalten des einen medianen Kronblattes — eine dem buntblättrigen Perigon der Liliazeen, speziell dem syntepalen von *Hyacinthus, Muscari* etc. analoge Bildung. Es finden sich bei den Bananen also zwei verschiedene, aber durch Übergänge verbundene Typen der Ausgestaltung der beiden äußern Kreise (ähnlich heterochlamydeisch und homoiochlamydeisch petaloid). — Als beiden Kreisen gemeinsame Namen verwende ich die Bezeichnungen **Hüllkreise, Hülle** oder **Chlamys.**[1])

In jedem dieser Kreise sowie auch in den folgenden benenne ich die Organe in erster Linie nach ihrer Stellung und unterscheide so (Fig. 2) seitliche und mediane, die je nach Zugehörigkeit zum 1., 3. und 5. oder 2. und 4. Kreis hintere (axoskope) oder vordere (phylloskope) Organe sind. Im Kelch finden sich also zwei seitliche resp. hintere (axoskope) und ein medianes resp. vorderes (phylloskopes) Blatt. Ebenso im äußern Staubblatt- und im Fruchtblattkreis. Im Kronblattkreis ist das mediane (hintere) Blatt besonders gestaltet. Es bleibt 1. frei und durchaus selbständig, 2. zeigt es eine durchaus selbständige Form und Farbe (weiß, ev. mit rötlicher Aderung), während die seitlichen sich in jeder Beziehung immer mehr den Kelchblättern nähern und mit ihnen verwachsen, bis sie schließlich nur bei genauer Beobachtung von ihnen zu unterscheiden sind. Ist ein Kronblatt beliebiger Stellung breit (wie dies für das mediane Blatt die Regel ist), so nenne ich es mit andern Autoren auf Grund dieser Form „lippig". Es kann dabei ganzrandig (Fig. $4b_1$) eiförmig bis ± lanzettlich[2]) oder dreispitzig sein (Fig. $4a_1$). Im letzteren Fall besteht es aus einem untern Teil mit 2 seitlichen nach oben und außen gerichteten Seitenspitzen an der Oberkante und einer schmalen in der Länge wechselnden Mittelspitze. Die seitlichen Kronblätter sind bei *M. Ensete* schmal und dünn, „fädig", und leicht zu übersehen (Fig. 4a), da sie nicht über die falschen (s. u.) Buchten der Kelchblätter herausragen; bei *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen* sind sie deutlich sichtbar und den Kelchblättern ähnlich. (Fig 4b und Fig. 21.)

[1]) In dem Subgenusnamen *Rhodochlamys* hat das Wort Chlamys eine von der üblichen Verwendung (mono-, hetero-, homoiochlamydeisch etc.) leider durchaus abweichende Bedeutung: Es wird darunter das bei diesem Subgenus meist rote Tragblatt verstanden. Die Blütenhülle selbst ist in dieser Gruppe stets gelb oder gelblich, nie rot.

[2]) Für die *Rhodochlamydeen* wird es als „lineare" bezeichnet. Mir ist auch aus Abbildungen keins bekannt, das so benannt werden könnte.

Ihre volle Eigenart erreicht die Bananenblüte aber erst dadurch, daß, wie schon bemerkt, in der normalen Blüte die Kelchblätter nicht nur unter sich, sondern auch mit den seitlichen Kronblättern (bei *M. Ensete* freilich nur wenig, Fig. 4a, bei den andern Arten aber meist hoch hinauf, s. Fig. 4b und Fig. 21) verwachsen, während das mediane Kronblatt frei bleibt. Die Blütenhülle besteht also ohne genaue Prüfung normalerweise nur aus zwei sehr ungleichen Organen. Diese vom üblichen Bau der diplochlamydeischen Blüte so sehr abweichende Ausbildung hat bisher keinen besonderen Namen erhalten, z. T. wohl mit Rücksicht auf die sehr geringe Verbreitung; denn ähnliches findet sich m W. nur bei den meisten *Heliconieae*,[1]) fehlt aber den übrigen *Musaceae* und den andern *Scitamineae* etc. — Auch unter den für den äußern Teil verwendeten Namen findet sich trotz ihrer großen Zahl (Fig. 2 unten rechts) kein wirklich passender. Am besten scheinen mir Bezeichnungen wie Fahne und Lippe, sofern sie biologisch und nicht morphologisch gemeint sind. Da es sich hier um den Vergleich der Organe nach der Entstehung handelt und deshalb durchaus scharfe Bezeichnungen nötig sind, nenne ich den aus einem einzigen Blatt bestehenden Teil nach seiner Stellung und Entstehung das **mediane** (oder in abnormen Blüten auch linke oder rechte freie) **Kronblatt.** Der größere zweite Teil ist dann am besten als verwachsenblättriger, phylloskoper Teil der diplochlamydeischen Hülle (resp. des korollinischen Perigons) oder kürzer als **verwachsen-** oder **mehrblättriger Hüllteil** zu bezeichnen. (Die Bezeichnung „äußerer Hüllteil" ist insofern nicht passend, als ja auch Organe des innern Kreises dazu gehören; die Bezeichnung „vorderer" oder „phylloskoper Hüllteil" paßt zwar für die normale Bananenblüte, aber nicht immer für die abnorme, und gar nicht für die analoge Bildung der Mehrzahl der *Heliconieae*. — Die Hülle als Ganzes ist in ihrer höchsten Ausbildung (*Eumuseen* und *Rhodochlamydeen*) wohl am besten als **zweiteiliges dikorollinisches Perigon,** auf den tiefern Ausbildungsstufen (*M. Ensete* etc., speziell Trugfruchtblüten und abnorme Blüten) als **zwei- bis mehrteilige subdikorollinische Blütenhülle** zu bezeichnen. — Den verwachsenen untern Teil des verwachsenblättrigen Hüllteils nenne ich (gemeinsame) interkalare **Basalzone** oder auch **Perigonröhre** (*Pr* in Fig. 4a und b etc.). Sie ist in der Mediane hinten offen; doch decken sich auch hier die Ränder in der Knospe. **Echte Kelchbuchten** (*Kb* resp. *mKb* und *sKb* in Fig 4a und b etc.) nenne ich die Stellen, die den Lücken zwischen den Kelchblattanlagen im Primord entsprechen. Die mediane echte Kelchbucht findet sich, wie aus obigem hervorgeht, stets auf dem Blütenboden,

[1]) Hier bleibt aber (s. Eichler u. a. A.) ein Kelchblatt (und zwar ebenfalls das mediane, aber damit zugleich phylloskope) frei und es verwachsen alle drei Kronblätter unter sich und mit den zwei seitlichen Kelchblättern. Bei andern *Heliconieae* sind nur die Kelchblätter verwachsen und zwar zu einer in der Mediane offenen Röhre. Die *Lowioideae* besitzen einen allseitig verwachsenen Kelch und getrennte Kronblätter. Die Hüllen von *Ravenala* und *Strelitzia* zeigen gar keine Verwachsungen. Hierin wie in manchem andern sind diese Genera also deutlich die primitivsten *Musaceen*.

pie seitlichen dagegen am obern Rande der interkalaren Basalzone. Bei *M. Ensete* kommt es zu einer sekundären Verklebung der über die Basalzone aufragenden, ursprünglich freien Teile der 5 Blätter des verwachsenblättrigen Hüllteils. Die Buchten, die am obern Ende beim Aufblühen durch Auseinanderbiegen der Spitzen der Kelchblätter entstehen, nenne ich zwecks schärferer Unterscheidung **falsche Kelchbuchten** (*f Kb* in Fig. 4 a). Sie fehlen übrigens den *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen*, resp. sind bei ihnen nur durch Überkreuzung der Ränder angedeutet; ebenso in der Mediane hinten in allen Subgenera nach dem Aufblühen.

b. **Das Andrözeum.** Die Alternanz der Kreise ist ferner dadurch gestört, daß von den sechs angelegten Staubblättern (mit langen basifixen, ditheken, introrsen Antheren) in den nichtfruchtenden Blüten, seltener auch

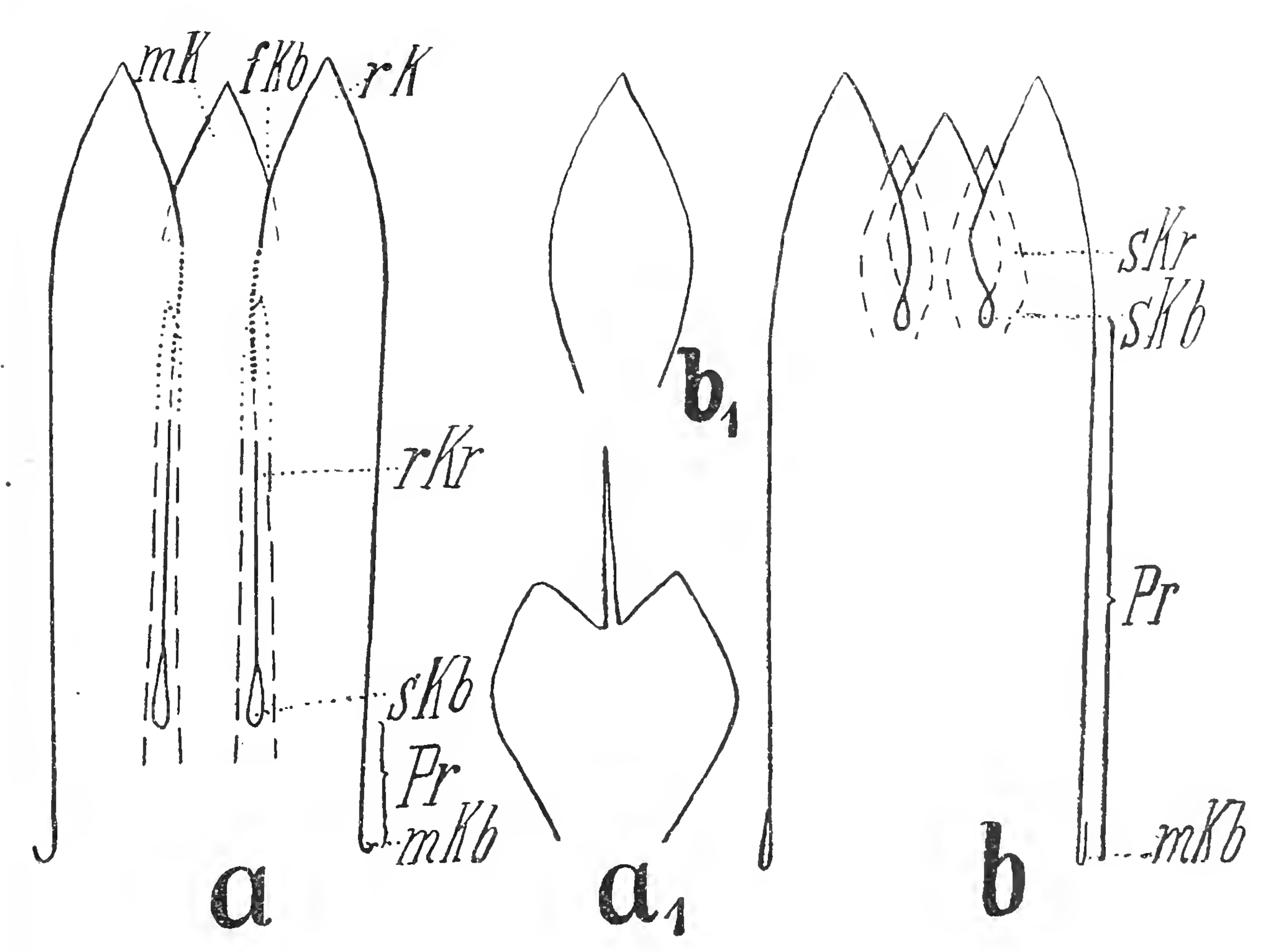



Fig. 4. Schema der Haupttypen der Blütenhüllteile, ausgebreitet und von außen gesehen.

*a* „dreizipfliger" mehrblättriger Hüllteil und $a_1$ dreiteiliges medianes Kronblatt der *Physokaulideen*. *b* fünfzipfliger mehrbl. Hüllteil und $b_1$ ganzrandiges medianes Kronblatt der *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen*.
*mKb* und *sKb* mediane und seitliche (echte) Kelchbucht. *fKb* falsche Kelchbucht (und die ihr entsprechende Stelle bei *Eumuseen* und *Rhodochl*. *Pr* Perigonröhre (Basalzone). Übrige Bezeichnungen s. Fig. 2.
Ausgezogene Linie: freie Ränder, von außen sichtbar. Gestrichelte Linien: ebenso, von innen sichtbar. Grob punktiert: Verklebte Stellen der s. Kelchblätter. Fein punktiert: Verklebte Ränder der s. Kronblätter.

in den Fruchtblüten, meist eines (das mediane des innern Kreises[1]) rückgebildet ist oder noch häufiger ganz verschwindet, wobei die beiden daneben stehenden Staubblätter (r. a. S. und l. a. S. Fig. 2) oft so dicht zusammenrücken, daß

[1]) Ich benenne die Staubblätter wie hier immer nach der Stellung (s. Fig. 2). Für das mediane innere Staubblatt verwende ich mit andern Autoren bei rudimentärer Ausbildung auch die Bezeichung **Staminodium,** doch ohne Rücksicht auf die Intensität der Rückbildung der Anthere!

nicht einmal eine größere Lücke auf den Ausfall eines Organes hindeutet. Die 5—6 Staubblätter der fertigen Blüte stehen ferner ziemlich gleichweit vom Griffel ab und bilden so scheinbar meist einen einzigen Kreis.

c. **Das Gynözeum.** Der Stempel ist deutlich dreiteilig und behält damit noch am deutlichsten den Charakter des Liliazeendiagramms. Die drei Fruchtblätter sind freilich fast stets von unten bis oben verwachsen, der Griffel kann zu einer wenig gefurchten Säule, die Narben zu einem fast ungeteilten halbkugelförmigen Organ werden. Der unterständige Fruchtknoten zeigt aber stets drei gleiche Samenfächer mit je zwei Reihen zentralwinkelständiger Samenanlagen.

Innerhalb und über den Samenfächern (Fig. 7 f und Tafel XIII, Fruchtblüten) oder, wo diese fehlen, den ganzen Fruchtknoten ausfüllend (nichtfruchtende Blüten, Tafel XIII, Fig. 7 d) finden sich drei (inter-)septale Honigdrüsen, die in der Tiefe zu einer einzigen verschmelzen. Sie münden über den Septen, zwischen Griffel und Staubblatt, durch die **Honigspalten** auf den Blütenboden. In der Regel obliterieren aber entweder die mediane oder die beiden seitlichen Spalten. Eine Ausweitung des Blütenbodens zwischen Griffel und medianem Kronblatt, resp. den zwei hintern äußern Staubblättern heißt **Honighöhle.** (Fig. 7 d, f, etc.)

Die Teile der einzelnen Blätter benenne ich so weit möglich ebenfalls nach der Stellung (s. Fig. 2, linke Hälfte).

## b. Einteilung und Benennung der Blüten. Frucht und Fruchtbildung.

Vorbemerkung. Meine Absicht, die Blüten der untersuchten Arten nach ihrem Bau und ihrer onto- und mutmaßlichen phylogenetischen Entstehung zu vergleichen, stieß auf besonders große Hindernisse an der Terminologie der bei den Bananen unterschiedenen Typen, ferner aber auch in all den Gebieten, die hier hereinspielen (Frucht und Fruchtbildung). Da die Schwierigkeit m. E. darin begründet war, daß das gewählte Wort und die Sache sich in der Regel nicht mehr deckten, weil dem Wort im Lauf der Zeit eben oft zwecks einer bestimmten Definition ein bestimmter neuer Sinn untergeschoben wird, so suchte ich schließlich nach neuen, möglichst aus sich heraus verständlichen Bezeichnungen. Ich hoffe, daß meine jeweiligen Angaben zu den einzelnen Termini genügen, um die Opportunität und Notwendigkeit solchen Verfahrens klarzulegen und mein Beginnen zu entschuldigen. Ist es doch keine Seltenheit mehr, daß für ein und dieselbe Sache eine ganze Reihe von Termini bestehen, von denen jeder bei andern Autoren eine andere Bedeutug hat, so daß ein gegenseitiges Verständnis nicht mehr möglich ist, ohne daß man sogar die der deutschen Sprache entlehnten Wörter jedesmal definiert.

Bei den meisten Bananenarten treten zwei in sich einheitliche, voneinander scharf verschiedene Blütentypen[1]) auf. In den untersten Tragblättern findet sich, stets in einer meist relativ kleinen Zahl von Blüten, ein meist recht ein-

[1]) Ich verwende Typus und Form ohne Unterschied, sowohl hier als auch später bei Behandlung der abnormen Blüten. Die zahlreichen Übergangsformen, die sich gelegentlich finden, müßten andernfalls durch eine überfein abgestufte Terminologie der Nüanzierungen gekennzeichnet werden.

heitlicher Typus, der sich durch das Vorhandensein von Samenfächern und vollständigen (aber z. T. in den verschiedenen Scharen verschieden gebauten) Griffeln mit Narbe, vor allem aber durch die Fähigkeit des Fruchtknotens zu weiterm Wachstum nach dem Aufblühen, resp. durch Fruchtbildung ausgezeichnet (Tafel XIII unten, Fig. 7 b etc.). — Der andere Blütentypus (Tafel XIII, oben, Fig. 7 a, d etc.) nimmt meist den ganzen übrigen, stets weit größeren Teil der Infloreszenz ein. Sein Fruchtknoten wird nie zur Frucht, d. h. er stellt mit dem Aufblühen sein Wachstum ein. Die Staubblätter sind bei diesem Blütentypus wenigstens äußerlich stets wohl entwickelt, der Griffel ist dagegen oft deutlich rudimentär, ohne Narbe; Samenfächer fehlen. Blüten vom ersten Typus werden von den meisten Autoren als weibliche oder auch als fertile, Blüten vom zweiten Typus dagegen als männliche resp. sterile bezeichnet.

Diese Benennung nach dem Geschlecht ergibt auch bei richtiger Anwendung, wie aus den spätern Darlegungen ersichtlich wird, durchaus keine geeignete Vergleichsbasis und ist auch sonst sehr anfechtbar. So entspricht sie schon deswegen nicht den notwendigen wissenschaftlichen Anforderungen, weil in allen[1]) untersuchten Blüten sowohl Staub- als Fruchtblätter angelegt werden und zur Entwicklung kommen, wenn sich vom Staubblatt auch oft nur ein antherenloses Filament resp. ein wenige Millimeter langer Filamentrest, vom Fruchbatt oft nur ein narbenloser $\pm$ verkürzter, ev. auch sonst veränderter Griffel findet. Zudem finden sich in Blüten vom 1. Typus nicht selten wohlentwickelte Staubblätter und zwar bei verschiedenen Arten — sogar mit Pollen — während bei Blüten vom zweiten Typus relativ noch häufiger äußerlich durchaus normale Griffel und normale Narben zu finden sind, ohne daß dadurch der Charakter des Typus im übrigen beeinflußt werden müßte, resp. eine Annäherung an den andern Typus stets die Folge wäre. Da nun in der Regel freilich entweder der Pollen oder die Samenanlagen oder beide fehlschlagen oder selten ganz fehlen, handelt es sich in der Regel also um andro- oder gynodyname Zwitterblüten, oder nach der Benennung Kerner's um männliche oder weibliche oder gar taube Scheinzwitterblüten[2])

[1]) So auch stets in allen Beschreibungen angegeben, soweit ich auch für andere Arten die Originalliteratur nachsah. In den Zeichnungen sind freilich hier und da die vertrockneten fadenartigen Filamentreste — wohl der Übersichtlichkeit halber — weggelassen worden, ohne ausdrücklichen diesbezüglichen Vermerk bei der Figur. Dies und die Einteilung im Linné'schen System als monözische Planzen mit eingeschlechtigen Blüten leisten leider falschen Anschauungen leicht Vorschub.

[2]) Das Wort Schein- wird in der botanischen Literatur in recht verschiedenem Sinne als Bestimmungswort in zusammengesetzten Wörtern verwendet und dadurch manche Verwirrung hervorgerufen. In Scheinstamm, -frucht, -dolde, -ähre etc. bedeutet es eine morphologische Ähnlichkeit mit dem im Grundwort (-stamm, -frucht etc.) angedeuteten Begriff. Das mit Schein . . . bezeichnete Gebilde ist letzterem aber durchaus nicht homodynam resp. homolog. In Scheinzwitter dagegen bedeutet es eine physiologische Abweichung (und zwar im Sinne einer Reduktion) von dem im Grundwort genannten Zustand. Das einemal wird also ein Gebilde ev. ganz anderer Art, das andremal dagegen eine verschwundene Funktion vorgetäuscht. Es dürfte deshalb zu empfehlen sein, das Wort Scheinzwitter nicht mehr im Sinne Kerners zu verwerten. (Bei analoger Verwendung wie in Scheinstamm etc. wäre dieses ja am besten auf das Cyathium der Euphorbiazeen an-

aber nie um echte Frucht- oder Pollenblüten (resp. eingeschlechtige Blüten im Sinne Linnés nach Kerner). Höchstens handelt es sich noch um Übergänge zu den wirklich eingeschlechtigen Blüten. Diesen Mangel in der Benennung scheint einzig S. Kurz genügend groß gefunden zu haben. Er nannte die Blüten — nach Zitat in Baker — „männliche“ und „weibliche Zwitterblüten“.

Nur bei wenigen Arten — und bei diesen auf einen Teil eines einzigen Tragblattes oder auf 1—3, selten mehr Tragblätter an der Grenze zwischen den bisher erwähnten Typen beschränkt — findet sich ein dritter Blütentypus. Diese Blüten werden als Zwitterblüten bezeichnet. Frucht- und Staubblätter sind bei ihnen in allen Teilen wohl entwickelt. Die Frucht ist freilich kleiner und anders geformt als bei den sog. weiblichen Blüten. Im übrigen halten diese Blüten die Mitte zwischen den beiden andern Typen oder schließen sich mehr den sogenannten männlichen oder weiblichen an.

Nur ein Bestäubungsversuch an solchen Blüten lieferte m. W. bisher keimfähige Samen. Doch wurde der Pollen sog. männlichen Blüten entnommen, so daß der experimentelle Nachweis des Vorkommens echter Zwitterblüten bisher aussteht. (Für die Annahme parthenogenetischer Samenbildung finden sich allerdings bisher gar keine Anhaltspunkte). — Noch mag schon hier bemerkt werden, daß in der Literatur meist solche Blüten als Zwitterblüten angeführt sind, die nachweisbar den oben erwähnten ersten 2 Typen, also Übergängen zu echten Zwitterblüten im Sinne Kerners angehören. Oft werden unter diesem Namen aber sogar Blüten mit deutlichster Reduktion in einem Geschlecht angeführt.

Für *M. Cavendishii* wird noch ein 4. Blütentypus angegeben (Taf. I oben, Cav.; Fig. 9). Er ersetzt bei ihr am Infloreszenzende die sog. männlichen Blüten, denen er ganz ähnlich sieht. Die äußerlich wohlentwickelten Staubblätter der zugehörigen Blüten enthalten aber keinen Pollen. Diese Blüten heißen neutrale Blüten (bei Schacht) oder — wie Typus 2 — sterile Blüten. Sie sind physiologisch sowohl steril als neutral. Morphologisch aber sind sie als Zwitterblüten, resp. taube Scheinzwitterblüten nach Kerner mit Griffel, Staubblatt und Anthere anzusprechen.

In seiner neuesten Arbeit macht Tischler auf p. 53 kurz auf eine noch weitergehende Reduktion bei der ostafrikanischen Eßbananenrasse *„Kipanji“* aufmerksam.

Über einen weiteren Blütentypus (s. Fig. 8 Ue u. 10c, Blüte 3 u. 5) werde ich an entsprechender Stelle bei der ausführlichen Besprechung des Geschlechtes der Blüten berichten.

Noch unpassender als die Benennungen nach dem Geschlecht, und auch für den in die Bananenliteratur ziemlich Eingearbeiteten oft unverständlich

---

zuwenden, das in diesem Sinne eine „Scheinblüte“ resp. Scheinzwitterblüte darstellt.) Ich schlage daher vor, es hier durch das unverbrauchte Bestimmungswort **Trug-** (also Trugzwitter) zu ersetzen, da ja das Charakteristische eben ist, daß der Forscher sich in der Erwartung einer bestimmten Funktion betrogen fühlt. In diesem Sinne werde ich später von einer Trugfrucht sprechen. Das Labell der Marantazeen etc. dagegen wäre eine Scheinlippe, da es ein lippenartiges Staubblatt ist. Entsprechend wären in Fremdwörtern zu unterscheiden: **-oid** (z. B. Carpoid = Scheinfrucht, Labelloid = Scheinlippe) und **pseudo-** (pseudocarp = Trugfrucht, pseudohermaphrodit = Trugzwitter etc.).

in ihrer wechselnden Bedeutung, werden die Bezeichnungen fertil und steril verwendet. Üblicherweise beziehen sich ja beide gleicherweise auf die Funktionsfähigkeit resp. -unfähigkeit sowohl des weiblichen als des männlichen Geschlechts, überhaupt sich geschlechtlich fortpflanzender Individuen. Dies kommt ja auch in der Benennung des 4. oben erwähnten Blütentypus zum Ausdruck. Viel häufiger ist aber bei den Bananen fertil im Sinne von frucht- resp. nachkommenschaftbringend verwendet (darum sog. männliche Blüten als steril von den sog. weiblichen oder fertilen getrennt). Doch wird gerade diese Auffassung bei genauem Zusehen sehr inkonsequent angewendet; denn die sog. Bananenfrüchte enthalten meist keine Samen, in gewissen Fällen sogar keine Samenanlagen. Das für die Frucht am meisten Charakteristische fehlt ihnen also. Im Sinne der ersten Auffassung sind diese Blüten wenigstens im weiblichen Geschlecht, meist aber in beiden durchaus steril! Endlich spielt noch eine dritte Auffassung mit, die unter fertil die Verwertbarkeit speziell als Nahrung versteht. In diesem Sinne sind die Eßbananen fertil, aber die mit keimfähigen Samen versehenen ungenießbaren Früchte anderer Arten (und nicht selten anderer Individuen derselben Art an anderen Standorten oder gar höher inserierte Früchte derselben Pflanze) nicht! Es liegt auf der Hand, daß eine vergleichende Bearbeitung der Bananen auch hierdurch auf die größten Schwierigkeiten stößt.

Am allerschwierigsten zu beantworten ist aber eine andere mit der weiteren Einteilung der Blüten in engstem Zusammenhang stehende Frage, nämlich die Frage: Wie ist die Bananenfrucht zu bezeichnen? Wie schon bemerkt, finden sich mehrere Fruchttypen und zwar nicht selten am gleichen Exemplar zwei oder mehr. Zunächst die bekannte langgestreckte, weiche, ± saftreiche, roh eßbare sog. Eßbanane[1]) und die gekocht eßbare sog. Gemüsebanane.[2]) Sie vor allem sind gemeint, wenn von bacca = Beere gesprochen wird. Als solche öffnen sie sich nicht und sind im Innern mehr oder weniger saftig. Die äußere Fruchtschicht ist nicht genießbar. Ein zweiter, weit seltenerer Typus ist ungenießbar, selbst für Affen ungenießbar, weil zu trocken und lederig. Diese Früchte[3]) sind kleiner und zeigen starke Anschwellungen durch die meist großen, sehr harten Samen (die obigem Typus stets fehlen. (Über höchst seltene Ausnahmen siehe Sagot und letzte Arbeit von Tischler.) Die Samen sind übrigens sehr wenig zahlreich pro Frucht und Fach (bei *Ensete* z. B. 2—3 pro Frucht, trotz viel zahlreicherer Anlagen!) und sehr groß, so daß die Frucht ± „kastanienartig" aussieht. Die Samen dürften durch Verwittern und Zerfasern der Hülle frei werden. Auf diesen, das andere Extrem bildenden Fruchttypus paßt die Bezeichnung bacca gar nicht mehr, und doch sind gerade die Pflanzen mit diesen Früchten, wie später gezeigt wird, die primitivsten des Genus. Auch diese Frucht zeigt nun freilich

---

[1]) Roh eßbar sind z. B. die Früchte von *M. Cavendishii*, *M. discolor*, *M. acuminata*, *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum*.

[2]) Nur gekocht eßbar sind die Früchte von *M. paradisiaca* (subsp. *normalis*), *M. corniculata* und *M. Fehi* z. T.

[3]) Z. B. alle *Physokaulideen*, ferner *M. Fehi* in größerer Höhe über Meer, u. a. (Ausnahmen siehe später.)

mit keiner einheimischen Frucht, auf die ja die Namen zugeschnitten sind, große Ähnlichkeit. Doch zeigen die Früchte der nahe verwandten *Ravenala* einen Ausweg; es sind hier mit drei Klappen (von oben nach unten) aufspringende vielsamige Kapseln. Auch alle anderen Musazeen bringen dreifächrige, dreiklappige Kapseln hervor, nur *Heliconia* eine in drei Kokken zerfallende Kapsel. Auch die Bananenfrucht dürfte sich also — worauf ja schon die gestreckte Form und die drei langen Samenfächer im Innern hinweisen — von einer Kapsel ableiten, aber infolge der Ausbildung nur weniger oder gar keiner Samen sich eben nicht mehr öffnen, wie dies ja auch sonst nicht selten der Fall ist (Übergang von Balgfrucht zu Schließfrucht, von Schote zu Nüßchen etc.). Ich würde es daher für richtiger halten, wenn die Bananenfrucht als eine sich nicht (mehr) öffnende, wenigsamige oder samenlose ursprüngliche Kapselfrucht mit ursprünglich ledriger und trockener Schale, in den höheren Formen aber ± saftigem Fruchtinnern beschrieben würde, da nur so die verschiedenen Formen zusammenfassend bezeichnet werden können. Auch die Bezeichnung als gurkenähnliche Frucht, die sich hie und da findet, entspricht m. E. den Tatsachen noch besser als Beere, ist aber ebenfalls zu beschränkt.

Für die Einteilung der Blüten ist die Entstehung der beiden genannten und anderer vermittelnder Fruchtformen von Wichtigkeit. 1) Die m. E. primitiveren trockenen Früchte von *Ensete* etc. entstehen, soweit bekannt, nur nach Bestäubung (so experimentell festgestellt, Samenbildung bei Ausschluß von Bestäubung ist ganz unbekannt) und nur bei Reifung eines keimfähigen Samens. Bildung tauber, wenn auch ziemlich großer Samen führt bei ihnen — wenigstens in den wenigen von mir beobachteten Fällen — nicht zu voller Fruchtreife. Bei Ausbleiben von Samenentwicklung fehlt diesen Fruchtknoten jedes weitere Wachstum nach dem Aufblühen oder es hört wenigstens bald nachher auf. Es handelt sich also bei diesen Blüten um die normale typische Fruchtbildung.[1]) — 2) In den nächst unteren Scharen derselben Art und Infloreszenz, also etwas tiefer und damit hinsichtlich der Ernährung etwas günstiger gestellt, wachsen die Fruchtknoten aber auch ohne Samenbildung, zunächst freilich nur kurze Zeit, und welken dann. Je tiefer sie stehen, um so länger wachsen sie. Der Einfluß der Bestäubung ist unbekannt, in den unteren Scharen aber wahrscheinlich gleich null, da das Verhalten ganz von der Stellung abhängig erscheint: Die nebeneinanderstehenden Blüten verhalten sich genau gleich, entfernt stehende ungleich, unter strenger Beachtung später zu besprechender Stellungsgesetze! Die klein bleibenden Samenanlagen zeigen eine konstante Veränderung der Form gegenüber denen der Früchte von normalem Verhalten. 3) In den untersten Scharen endlich dauert

[1]) Ebenso bei *M. basjoo* und *ornata chittagong* nach d'Angremond auf Grund experimenteller Feststellung und zwar anscheinend für alle Blüten der unteren Region.

das Wachstum noch länger (so lange Nahrungszufuhr erfolgt? Angaben hierüber fehlen mir ganz). Die Frucht bleibt grün, wird sogar auch bei *Ensete* etwas saftig und übertrifft die normale Frucht endlich merklich an Länge. Ferner zeigt sie von unten bis oben ± den gleichen nur von der Umgebung beeinflußten Querschnitt. Die Samenanlagen weichen wieder von der Norm ab und bleiben alle auf derselben frühen Stufe stehen. (Soweit die mir vorliegenden ungenauen Angaben erkennen lassen, ist aber auch hier in einzelnen Fällen typische Fruchtbildung möglich. Dann zeigt aber auch die Frucht der untersten Scharen neben geringer Größe die „kastanien“artige Anschwellung etc. der normalen Frucht mit keimfähigen Samen!) 4) Bei den Eß- und Gemüsebananen[1]) fehlt der zuerst angeführte Fruchttypus und der zweite findet sich höchstens vereinzelt in den obersten Fruchtscharen. Ihre Früchte entsprechen alle im Prinzip denen der untersten Scharen von *Ensete*, nur sind sie noch größer und vor allem saftiger und bei normaler Entwicklung stets samenlos. In den extremsten Fällen werden die Samenanlagen sogar wieder resorbiert oder gar nicht mehr angelegt. 5) Endlich findet sich eine zwischen dem ersten und dritten Typus vermittelnde Form. Die Fruchtbildung erfolgt spontan, in allen Blüten gleichmäßig und sozusagen gleichzeitig, gleichviel ob befruchtet oder nicht; diese Frucht sieht nicht wesentlich anders aus, wenn sie keimfähige Samen oder nur wenig entwickelte Samenanlagen enthält (in meinem von nicht künstlich bestäubten Gewächshausexemplaren stammenden Material war von diesem Typ nur letztere Form vorhanden).

Die Fruchtbildung von Eß- und Gemüsebananen, vermutlich aber auch vom 3. und 2. Typus erfolgt übrigens (z. B. entgegen der Angabe Nolls im Bonner Lehrbuch, p. 204) ohne jede Bestäubung.[2]) Sie erreicht nämlich im extremsten Fall bei noch geschlossener Blüte in geschlossenen Brakteen schon eine beträchtliche Länge (bis 1 dm lang!), auch wenn Antheren und Pollen ganz fehlen.

Noll hat für die Entstehung von Früchten (ohne keimhaltige Samen, resp. ohne Samen) ohne Bestäubung die Bezeichnung Parthenokarpie oder Jungfernfruchtbildung eingeführt. Winkler und andere dehnten aber diesen Begriff nach zwei Seiten aus, indem sie einerseits dazu auch alle Fälle zählen, bei denen Fruchtbildung zwar ohne Befruchtung, aber unter Mitwirkung eines Pollenreizes zustande kommt, anderseits aber auch jene Fälle hier subsumieren, in denen die Fruchtbildung begleitet ist von der Bildung eines

[1]) Mit Rücksicht auf die eben erschienene Arbeit von Tischler und andere Autoren verweise ich nachdrücklich auf die Arbeiten Sagots, in denen zahlreiche Angaben über die wechselnde Samenbildung zu finden sind. Sehr zu bedauern ist, daß aus dem Zitat von Tischler nach den Angaben von Herrn Prof. Went auf pag. 49 weder ersichtlich ist, ob die Frucht, die jenen Samen lieferte, gewöhnliches oder abweichendes Aussehen hatte, noch an welchem Teil der Infloreszenz sie gestanden hat, noch wie die Früchte der aus den Samen entstandenen Pflanze aussahen.

[2]) Siehe die Angaben d'Angremonds über diesbezügliche Versuche an *M. parad.* subsp. *sapientum*, die obiges durchaus bestätigen.

nicht durch Befruchtung entstandenen Embryos (Parthenogenesis resp. Apogamie). Übereinstimmung herrscht ja freilich darin, daß die Ursache des Wachstums, der reizauslösende Vorgang, nicht die Bestäubung ist. Im Grunde genommen paßt der Name rein sprachlich zudem für diese Bildung nicht schlechter, m. E. sogar besser als für die ursprünglich damit bezeichnete Erscheinung. Letztere verdient auf alle Fälle, da sie zur Vermehrung ebenso beiträgt wie die normale Frucht, die Einreihung unter die Früchte; erstere verdient sie aber nur auf Grund der Übereinstimmung (im Bau und in der Anlage und Entstehung) mit den entsprechenden Teilen der normalen Frucht; nach ihrer Funktion — durch das Fehlen des wichtigsten Teils — ist sie aber keine Frucht mehr, die Bezeichnung Jungfern„frucht" ist daher nicht unanfechtbar. Ich nenne die keimlosen, ohne Bestäubung entstandenen fruchtartigen Bildungen aus den erwähnten Gründen daher in der Regel nicht Jungfernfrucht, sondern, entsprechend einer früheren Anregung (Anm. 2, p. 249/50), **Trugfrucht,** um so eine scharfe Scheidung von den Früchten mit parthenogenetischer resp. apogamer Samenbildung zu haben. Ich stelle damit die Trugfrüchte sowohl den letzteren, den echten Früchten mit parthenogenetischer Samenbildung, als auch den echten Früchten mit normaler Samenbildung gegenüber. — Ich wiederhole noch, daß die Grenze nicht immer scharf ist, da vom Samen unabhängige Trugfruchtbildung nicht immer zur vollen Entwicklung führt und in anderen Fällen der normalen Samenbildung parallel gehen kann.

Ich teile danach die Blüten der Bananen ein in:

1. **Nichtfruchtende Blüten** (apokarp):[1]) Fruchtknoten klein, ohne Samenfach, ohne Befähigung zu weiterem Wachstum. (Ausbildung der epithalamen Fruchtblatteile und der Staubblätter etc. wechselnd. Andrözeum in der Regel gut entwickelt. Griffel und Narbe meist ± reduziert.)

2. **Fruchtblüten** im weitern Sinne. Fruchtknoten größer, mit Samenfächern und mit Befähigung zu weiterm Wachstum. (Ausbildung der übrigen Blütenteile, speziell der epithalamen Teile der Sexualblätter, wechselnd.)

a) **Normale** (echte) **Fruchtblüten** (eukarp): Fruchtknotenwachstum erfolgt nur nach Bestäubung und Befruchtung, auf alle Fälle nur bei gleichzeitiger Reifung keimfähiger Samen. Die Staubblätter sind dabei in den Extremen wenigstens scheinbar normal entwickelt (echte Zwitterblüten oder ihnen sehr nahe) oder auf fast unkenntliche Reste reduziert (Übergänge zu rein weiblichen Blüten.)

---

[1]) Dies Wort ist zwar schon in anderm, aber so allem sonstigen Brauch widersprechendem Sinne (apokarpes Gynözeum = getrenntfrüchtig) vergeben, daß eine richtige Anwendung doch wohl noch gestattet ist, zumal es sich im alten Sinne leicht durch das naheliegende chorikarp ersetzen läßt.

b) (Typische) **Trugfruchtblüten** (pseudokarp): Fruchtknoten wächst ohne Bestäubung und Samenreifung zu fruchtähnlichem Gebilde aus. (Er enthält keine Samen.)

Übergangstypen zwischen a und b sind:

c) Trugfruchtblüten mit gelegentlicher Samenbildung. Sie entwickeln sich vollständig ohne Samenreifung, doch kommt auch Samenreifung bei ihnen vor, ohne aber das Aussehen der Frucht zu beeinflussen.

d)[1]) Fruchtblüten mit beginnender Trugfruchtbildung (subpseudokarp). Sie reifen nur aus, wenn sich zugleich normale Samen bilden. Andernfalls welken sie früh.[2])

Ich werde später darauf einzugehen haben, daß bei der Fruchtbildung Teile z. T. eine Hauptrolle spielen, die nicht den Fruchtblättern angehören, sondern entweder als aufgewölbter Blütenboden resp. vertiefte Achse oder, wie mir scheint, richtiger als die verwachsenen und nachträglich erst durch Ergrünen Achsencharakter annehmenden basalen Teile der Kelch-, Kron- und Staubblätter anzusehen sind. Damit ergibt sich die Frage, ob die Bananenfrucht eine Scheinfrucht sei. Ich trete auf diese Frage nicht ein, da auch neuere Lehrbücher der Botanik etc. in Definition und Abgrenzung des Begriffs Scheinfrucht und überhaupt in der Terminologie der Früchte auffallende Verschiedenheiten zeigen. Als besonders frappante Beispiele solcher ganz ungemein hemmender Widersprüche der Terminologie seien einige bekannte Autoren angeführt: Kerner von Merilaun, Pflanzenleben 1898, Bd. II, p. 391, führt als Sammelfrucht unter anderm an: Maulbeere, Erdbeere, Rose, Himbeere, Feige etc. Wort und Begriff Scheinfrucht übergeht er an dieser Stelle bei Aufzählung der Früchte, doch findet sich das Wort Scheinfrucht auch in diesem Werk gelegentlich (ohne Definition und Beispiel). Giesenhagen trennt in seinem Lehrbuch (1903. p. 82—83) die Scheinfrucht (Rose, Erdbeere, Ananas, Feige) scharf und in wohl meist üblicher Weise vom Synkarpium (Brombeere usw.). Karsten dagegen rechnet in Strasburger, Noll etc., Lehrbuch 1905, p. 415 – 16, die Rosen zu den Sammelfrüchten und zugleich zu den echten Früchten. Als Scheinfrucht anerkennt er nur einen Fruchtstand, der scheinbar eine Einzelfrucht bildet, also z. B. Morazeen, Feige, Ananas. Engler verwendet im Syllabus der Pflanzen-Familien 1898 die Bezeichnung synkarpische Frucht nur für Ananas, nicht für Artokarpeen, Morazeen, Urtikazeen, Ficus; ebenso nicht für *Rosa*, *Fragaria* etc., indem er immer nur die von einer Blüte gebildete Frucht resp. das aus einem Fruchtblatt entstandene Früchtchen im Sinne Karstens zur Charakterisierung verwendet. Die Frucht der Pomoideae nennt er eine Halbfrucht, Kerner hat keinen Namen dafür, nach Giesenhagens Definition

[1]) Früchte mit parthenogenetischer Samenbildung und davon abhängiger Fruchtreifung sind wohl am besten als autokarp = „aus sich heraus fruchtbildend“ zu bezeichnen oder als parthenosperme Früchte im Gegensatz zur normalen (pollinispermen) Frucht.

[2]) In der Literatur wird auf diese Differenzen bisher fast kein Gewicht gelegt, ja sogar große Verschiedenheiten werden nicht selten gar nicht erwähnt. Ein genaues Urteil über die Verbreitung der Typen ist daher zur Zeit unmöglich. Die in der oben erschienenen Arbeit von Herrn Dr. Tischler, p. 49, erwähnte, von Herrn Prof. Went ausgesäte Frucht von *Musa sapientum* var.? (= p. 74/75. *Radjah Siam*?) kann z. B., obwohl sie einer Eßbanane angehörte, jedem der 4 Typen a—d angehören, wiewohl die größte Wahrscheinlichkeit nach meiner Erfahrung für eine Frucht vom Typus d spricht.

ist sie eine Scheinfrucht und nach Karsten sind sie „durch fleischige Ausbildung der Blütenachse Beeren“ (Bonner Viermännerlehrbuch, 7. Aufl., 1904, p. 497 und entsprechend 11. Aufl., 1911, p. 514).

## c. Die vegetativen oberirdischen Teile.

### 1. Die oberirdische Achse. (Fig. 5a.)

Über ihren Bau gibt besonders Baker Aufschluß. Ich muß wegen der zu verwendenden Namen und der Wachstumsbedingungen auf sie zu sprechen kommen; eigene Untersuchungen an ihr konnte ich nur am obersten Teil und einem der Länge nach aufgeschnittenen nichtblühenden Stück vornehmen. Ein genauer Vergleich des Verhaltens verschiedener Arten und der 3 Subgenera steht leider aus.

Die oberirdische Achse gliedert sich in:

a) Einen stark verkürzten untersten z. T. in der Erde befindlichen Teil, der bei den ja besonders blattreichen *Physokaulideen* stark verdickt ist. Er bildet lange Zeit die einzige Achse. An ihm sind, dicht aneinandergereiht, die den Scheinstamm bildenden Blätter inseriert. Ich nenne ihn **Basalteil** (B in Fig. 5a).

b) Einen nach längerem rein vegetativem Wachstum (ausschließlich Laubblattbildung) sich unter bestimmten Umständen (Wasserentzug und Versetzung sollen günstig wirken) an der Spitze des Basalteils bildenden, ungemein rasch wachsenden, sehr gestreckten und schlanken Teil, der keine eigentlichen Laubblätter, sondern höchstens die kleineren, in der Form oft stark von ersteren abweichenden Übergangsblätter trägt. Je nach Umständen erreicht er in wenigen Wochen oder höchstens Monaten eine Länge von mehreren (bis 10 und mehr) Metern. Ich nenne ihn den **Infloreszenzträger** (Jtr. in Fig. 5a). Er ist natürlich meist bis nahe an sein Ende vom Scheinstamm eingehüllt; doch ragt der oberste Teil, an dem die Übergangsblätter inseriert sind, wenigstens mit Anfang der Blütezeit über letzteren hinaus. Da die wechselnde Länge des überragenden Endes systematisch verwertet werden kann, wurde es auch mit besonderen Namen (pedunculus etc.) belegt.

c) Den mit Blüten und stiel- und meist auch spreitenlosen Tragblättern anfangs dicht, später wenigstens an der Basis durch sekundäre Streckung lockerer besetzten Endteil: die **Infloreszenzachse** (A in Fig. 5a).

Es handelt sich also stets um Teile ein und derselben Achse[1]), aber um Teile, die stets unter denselben unter sich verschiedenen Bedingungen in derselben Reihenfolge aus der Vegetationsspitze entstehen.

Systematisch wird das Verhalten der Infloreszenzachse und des oberen Teils des Trägers viel verwertet; denn die oberirdische

---

[1]) Den handgreiflichen Beweis hiefür bildet, daß Costerus auch Blüten unten am „Stamm“ gefunden hat. Es ist hier offenbar die Ausbildung des normalen Infloreszenzträgers unterdrückt worden durch zu frühe Blütenbildung. Die Variabilität auch im sonstigen Verhalten des Stammes (Beginn der Blütezeit, Höhe des Infloreszenzträgers etc.) läßt sich zur Zeit wohl am besten durch Vergleich von Wittmack, Sagot und Baker ermessen.

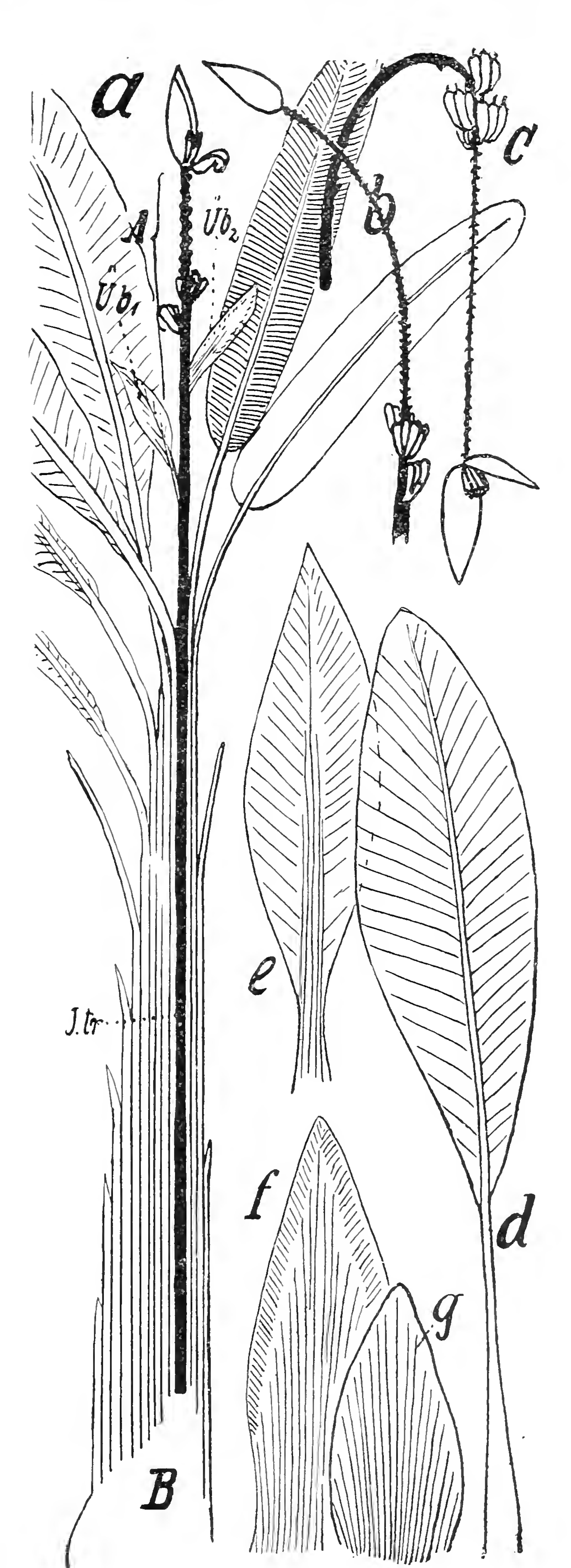



Fig. 5.

Schematische Darstellung der aufrechten (*a*), der nickenden (*b*), der hängenden Infloreszenz (*c*), des Scheinstammes der *Physokaulideen* (links) und der *Rhodochlamydeen* resp. *Eumuseen* (rechts) mit den zugehörigen Blattypen, den Achsenteilen und den Blattformen von *M. Ensete*: *d* Laubblatt mit Stiel und oberem Ende der Scheide, *e* Übergangsblatt, *f* verlaubtes Tragblatt, *g* normales Tragblatt. Die Blätter sind von außen und unten gesehen. Der Verlauf der Nerven in den einzelnen Teilen ist stark schematisiert.

Achse ist 1) entweder ganz gerade und aufrecht in allen ihren Teilen: **Infloreszenz aufrecht** (Fig. 5a); oder sie ist 2) anfangs aufrecht und erst gegen Ende des Blühens neigt sich die Infloreszenzachse im obern Teil seitwärts, während der ganze Infloreszenzträger und der untere Teil der Infloreszenzachse aufrecht bleiben: **Infloreszenz nickend** (Fig. 5b); oder es tritt 3) früh eine Krümmung in der Infloreszenzachse und dann auch im freien obern Teil des Infloreszenzträgers auf, die so weit geht, daß die Infloreszenzspitze abwärts gerichtet ist (bei der nickenden kommt sie m. W. nur in schräge, aber nicht einmal in horizontale Lage: **Infloreszenz überhängend** (nicht abgebildet. Typisch hiefür ist *M. Ensete*); oder 4) die ganze Infloreszenzachse hängt gerade gestreckt herunter, indem der obere Teil des Trägers sich scharf krümmt: **hängende Infloreszenz** (Fig. 5c).

Leider werden aber diese Stufen nicht scharf auseinandergehalten. So braucht Schumann z. B. zwar die Worte inflorescentia erecta, nutans und pendula, aber die letzteren beiden ohne Unterschied (so Mus. pag. 14 im Schlüssel: „infl. pendula" für *M. ventricosa* und *Schweinfurthii*, in der Artbeschreibung dagegen *M. ventricosa* „infl. nutans"). Die überhängenden Infloreszenzen der *Eumuseen* werden im Schlüssel pag. 17 sub *b* als Infl. „nutans" angeführt, für *M. paradisiaca* dagegen heißt es pag. 18 Infl. „pendula" etc. Auffallend ist, daß die Infloreszenz von *M. lasiocarpa* als erecta bezeichnet wird, wiewohl sie sich ebenso verhält wie die Inflor. nutans der *Rhodochlamydeen*! Bei beiden ist freilich der Infloreszenzträger durchaus aufrecht.

Das verschiedene Verhalten beruht allem Anschein nach auf mechanischen Gründen, wie 1) Durchmesser des Infloreszenzträgers (dieser wieder ist bedingt durch die Weite der Höhlung im Scheinstamm); 2) Länge des Infloreszenzträgers und besonders seines freien Teiles; 3) Länge der Infloreszenzachse; 4) Belastung durch a) schwere, große, persistente Brakteen und Blüten, b) zahlreiche, auf einen größern Teil der Infloreszenz verteilte Früchte. So haben die *Rhodochlamydeen* mit relativ kurzer Infloreszenzachse und geringer Belastung (Früchte wenig zahlreich, Brakteen meist hinfällig oder dann, wie bei *coccinea*, wenig zahlreich) aufrechte oder nickende Infloreszenz. Die reichfrüchtigen *Eumuseen*, wie *M. Cavendishii*, *M. paradisiaca* (subsp. *normalis* und *sapientum*) haben hängende, und die ebenfalls reich- aber kleinerfrüchtigen *Physokaulideen* mit zwar meist persistierenden Brakteen, aber kurzem, sehr festem Infloreszenzträger haben meist überhängende Infloreszenz. *Musa Hilii* und *Fehi* mit ihren rel. kleinen Infloreszenzen sind aufrecht, *M. lasiocarpa* mit dem kurzen Infloreszenzträger aufrecht bis nickend.

Genügende vergleichende Angaben sowie eingehende Beobachtungen über die verschiedenen Stadien ein und derselben Achse fehlen leider. Auch ist das Vorhandensein spontaner Nutation nicht ausgeschlossen.

Bemerkenswert ist ferner, daß in den vier Fällen, die ich selbst beobachten konnte oder über die mir Angaben vorliegen — *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*), *M. paradisiaca* subsp. (Zürich), *M. Ensete IV* (Zürich) und *M. Ensete II* (Bordighera)

die Neigung immer nach SO. resp. S. gerichtet war. Eine Beeinflussung der Richtung durch die Sonne ist daher sehr wahrscheinlich, doch fehlen meines Wissens auch hierüber größere Beobachtungsreihen. Es ist ja freilich auch möglich, daß in den Tropen eine solche Beeinflussung nicht sichtbar ist oder daß dort die Richtung mit der Jahreszeit oder mit der Lage nördlich oder südlich vom Äquator wechselt.

## 2. Der Scheinstamm. (Fig. 5a.)

**Scheinstamm** heißt die von Blattscheiden gebildete Umhüllung des Infloreszenzträgers. Er enthält (jenen eingeschlossenen Teil ausgenommen) durchaus keine Achsenteile. Durch den engen Zusammenschluß der festen Scheiden dient er aber doch dem Infloreszenzträger als allseitige und sehr wesentliche Stütze. Das Aussehen wechselt und dient daher ebenfalls als Unterscheidungsmerkmal. Bei den *Physokaulideen* (Fig 5a, links vom Infloreszenzträger) sind die Scheiden sehr zahlreich, sie enden daher nahe beisammen trotz der hohen Pflanzen; der Scheinstamm ist dick. Bei den *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen* besteht er aus weit weniger Organen. Die Scheiden stehen daher scheinbar weiter auseinander und der Scheinstamm ist schlanker. — Für diese Arbeit ist von wesentlicher Bedeutung, daß alle Organe, vor allem die Infloreszenzen, sich im Innern des Scheinstamms (resp. in dessen Fortsetzung, dem Innern des Infloreszenzkolbens anlegen — s. Baker — und dadurch in ihrer Bildung mechanisch in sehr hohem Maße beeinflußt sind.

## 3. Die Laubblätter. (Fig. 5d.)

Als **Laubblätter** bezeichne ich alle am Basalteil der Achse inserierten Blätter, deren z. T. enorm verlängerte Scheiden den Scheinstamm bilden. Ihre Ausbildung ist nach ihrer Entstehungsfolge verschieden, da die zuerst entwickelten sich ausbilden können, ohne durch die enge Einschließung durch Organe älterer Blätter gehemmt zu sein. Die Angaben über diese Differenzen sind äußerst spärlich. Ich werde bei Besprechung der *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) und der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *m. rosacea?*) ausführlicher darauf zu sprechen kommen.

Diesen Laubblättern scheinen nach den Angaben einiger Autoren noch niederblattartige Bildungen (ohne scharfe Abgrenzung) an den tieferen und unterirdischen Teilen der Achse vorauszugehen.

## 4. Übergangsblätter.

Wittmack versteht darunter Blattgebilde, die in der Form und Entwicklung von Stiel und Spreite die Mitte halten zwischen dem normalen Laubblatt und dem Tragblatt (Beispiel hierfür Fig. 5e). Ich halte es für richtiger, alle am oberen freien Teil des Infloreszenzträgers inserierten Blätter, in deren Achseln keine Blüten zu finden sind, unter diesem Namen zusammenzufassen, da die Blätter solcher Stellung, soweit ersichtlich, von dem Laubblatt wenigstens durch geringe Dimensionen ausgezeichnet sind, andererseits aber bald Laub- (Fig. 5 a, *Üb)*, bald Tragblatt-, bald Mittelcharakter haben. Auf diese Weise wird also die Möglichkeit zu weiteren Vergleichen geschaffen, während Wittmacks auf *Ensete* begründete Definition — trotzdem

er die Stellung ebenfalls berücksichtigt — solche Bildungen ausschließt. Aus der Zahl und Ausbildung, resp. der Veränderlichkeit dieser Blätter ergibt sich leicht ein Maßstab für die Spezialisationshöhe von Art und Subgenus.

### 5. Die Tragblätter oder Brakteen. (Fig. 5g.)

Als Tragblätter fasse ich alle an der Infloreszenzachse inserierten Blätter auf, in deren Achseln sich Blüten befinden. Alle unterhalb inserierten Blätter fasse ich, wie schon oben bemerkt, im Gegensatz zu anderen Autoren als Übergangsblätter auf, wenn sie auch noch so brakteenähnlich sein mögen und mit letzteren sogar in lebhafter Färbung übereinstimmen. Da an mehreren Arten ein Übergang von Laubblatt zu extremsten Brakteenformen konstatierbar ist, ist die Zuweisung solcher Bildungen zu den Übergangsblättern wohl berechtigt, zumal auch Blätter mit ausgesprochener Brakteenfarbe am oberen Teil, wie sie *M. coccinea* zeigt, nie zu den Brakteen gezählt werden. Selbstverständlich ist die Scheidung eine künstliche, da es sich bei allen Blättern um homodyname Organe handelt, deren Ausbildung, wie ihre z. T. große Variabilität und u. a. die gelegentliche Verlaubung der Brakteen bei *M. Ensete* und *coccinea* zeigen, von zufälligen Umständen (wie das Auftreten der Blüten) stark mitbedingt wird.

Eine vergleichende Betrachtung, besonders Verlaubung und anschließende Bildungen, zeigen aufs deutlichste, daß die Brakteen — die ja im ganzen den Charakter des üblichen Monokotylenblattes tragen, von der Farbe ev. abgesehen — der Scheide und nur diesem Teil des Laub- resp. Übergangsblattes entsprechen, mit anderen Worten, sie entstehen durch Verlust der eigentlichen Teile des Blattes, d. h. der Blattspreite und des Blattstieles, und unter starker Breitenentwicklung des ja auch bei Dikotylen besonders am Niederblatt stark variierenden Blattgrundes. Diese Anpassungsfähigkeit des Blattgrundes, resp. alleiniges Sichbehaupten desselben, ist offenbar begründet in dem basalen Wachstum des Blattes im allgemeinen und in länger andauernder Wachstumsfähigkeit des Blattgrundes.

Die Tragblätter sind systematisch besonders wichtig. Sie sind

1. groß, bis 50 cm lang, fünf- und mehrmal länger als breit und fünf- und mehrmal länger als die nichtfruchtenden Blüten, persistent und grün oder gelblichgrün, resp. mit ± starker Beimengung von trübem Rot auf einem Teil oder der ganzen Fläche, und dann in der Regel auch von innerhalb einer Infloreszenz variierender Form, indem die untersten in Größe und Habitus den Übergang zu den tiefer inserierten Blattkategorien darstellen, oder

2. kleiner (ca. 3—4 mal länger als nichtfruchtende Blüten), dünner, ohne jedes Grün, dafür mit irgendwelchen andern nicht auffallenden Farben, trüb purpurrot etc., ev. mit starkem Wachsüberzug, semipersistent bis hinfällig, einheitlich gebaut und gefärbt und von den anderen Blattkategorien schärfer geschieden;

3. z. T. noch kleiner und dünner, ev. häutig, mit leuchtenden, auffallenden Farben oder zu völligem Farbverlust neigend, hinfällig, durchaus einheitlich und ohne Übergänge zu andern Blattkategorien, oder dann durch brakteenartige, vor allem teilweise lebhaft gefärbte Übergangsblätter mit ihnen verbunden. Im Gegensatz zu dem ersten Typ sind sie nur noch 2—3 mal so lang als breit und ca. 1—2 mal so lang als die nichtfruchtenden Blüten, stellen also in jeder Beziehung ein rudimentäres Organ dar, dem freilich auf Grund seiner Farbe eine neue Funktion, die Anlockung der Bestäuber, zugeschrieben werden kann.

## 6. Blattstellung.

Die Blätter stehen bekanntlich in Spiralen. Bei den Brakteen fallen bei einigermaßen dichter Stellung die Dreierzeilen besonders auf. Die wenigen Angaben über die Divergenzen schwanken. Späteren Ausführungen vorgreifend muß ich hier bemerken, daß ich an den hierauf untersuchten Infloreszenzachsen und oberen Teilen der Infloreszenzträger an ein und demselben Stück verschiedene Werte an ausgewachsenen Teilen erhielt und wieder andere an jungen Teilen, so zwar, daß am unteren ausgewachsenen Teil (Infloreszenzbasis und Übergangsblätter) die Zahlen von Zähler und Nenner des Divergenzbruches kleiner waren (z. B. $^3/_8$, $^4/_{11}$), am ebenfalls ausgewachsenen oberen Teil mit dichterer Stellung (Infl. Mitte und Spitze) dagegen größer ($^5/_{14}$, $^6/_{17}$ etc.). Im allgemeinen läßt sich sagen: Je dichter die Stellung, um so kürzer das Internodium, um so größer die Zahlen von Zähler und Nenner des Divergenzbruches und um so geringer das Schwanken um einen Mittelwert. — Je weniger dicht die Stellung, um so länger die Internodien und um so kleiner Zähler und Nenner an und für sich, aber um so größer die Variation von einer Divergenz zur anderen, wenn man in Grade umrechnet.

Sehr bemerkenswert ist, daß mit der Brakteenstellung die Zahl der Blüten pro Schar in gewissem Zusammenhang steht, wie ich durch genaue Aufnahmen an den zwei Infloreszenzen der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) feststellen konnte. Auch für das noch blühende Exemplar von *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) ist dasselbe augenscheinlich der Fall (s. Materialbeschreibung). Ein Zusammenhang der Blütenzahl mit der Achsenkrümmung ist dagegen in keiner Weise zu konstatieren, wiewohl ein solcher beim ersten Anblick viel eher zu vermuten ist. Die Ursache des Zusammenhanges ist, wie später klargelegt wird, darin zu finden, daß bei Divergenzbrüchen mit kleinen Zahlen, resp. großen Internodien die Brakteenbasisbreite absolut (und auch im Verhältnis zum Durchmesser der Achse!) größer ist als bei enger Stellung, damit auch der Blütenbildungsraum mehr Platz für die in ihren Dimensionen vom Achsendurchmesser etc. einigermaßen abhängigen Blüten bietet.

## B. Systematik des Genus Musa.

Sagot teilte 1887 die ihm bekannten Bananen ein in

1. Riesenbananen, Typus *M. Ensete*,
2. Bananen mit fleischigen Früchten, Typus *M. (paradisiaca* subsp.) *sapientum*,
3. Schmuckbananen.

Baker führte 1893 dafür die Subgenera *Physocaulis, Eumusa* und *Rhodochlamys* ein. Diese Einteilung resp. Benennung ist auch in den neuesten Arbeiten beibehalten worden, wiewohl sich bei mehreren Arten eine Mischung der Charaktere der Subgenera findet.

Bei der Charakterisierung der Subgenera folge ich in erster Linie den Diagnosen Schumanns als neuestem Monographen; daneben aber halte ich mich auch an Zusammenstellungen aus seinen Textangaben sowie an Text und Abbildungen anderer Autoren.

Hinsichtlich der Diagnose der Subgenera ist vorgreifend zu bemerken, daß sie bei Schumann u. a. Autoren insofern etwas verbesserungsbedürftig sind, als zwischen den nichtfruchtenden und den Fruchtblüten zu unterscheiden ist. Ich habe bei *M. Ensete* und *Cavendishii* die ersten, bei *discolor* alle Fruchtscharen einreihig gefunden und mit wenigen (3—7 statt 15 und mehr resp. vielen) Blüten pro Schar. Die zur Trennung der Subgenera verwendeten Charaktere passen also nicht auf sie! Berücksichtigt man dagegen, wie es unten geschehen soll, die nichtfruchtenden Blüten in erster Linie, so wird die Zuteilung zu den 3 Subgenera schon viel leichter und sicherer als bisher, soweit mein Urteil reicht. *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) endlich fügt sich erst recht nicht in die Diagnose ein, da bei ihr zwar in den Fruchtscharen wenigstens die Zweireihigkeit angedeutet ist, aber schon die kleine Zahl der Früchte pro Tragblatt und die geringe Zahl der Fruchtscharen (nur 2) ganz Rhodochlamydeencharakter sind. Das Ende der Infloreszenz aber müßte auf Grund der 1—3 einreihigen nichtfruchtenden Blüten pro Tragblatt, für sich allein genommen, unbedingt zu den *Rhodochlamydeen* gestellt werden. Es fehlt hier jede Andeutung von Zugehörigkeit zu den *Eumuseen*, soweit sich zurzeit aus der noch weiter wachsenden Pflanze ein Urteil gewinnen läßt. Überhaupt stößt die Anwendung dieser auf den ersten Blick so praktischen Einteilungsprinzipien (Zwei- oder Einreihigkeit und Blütenzahl) in Wirklichkeit auf recht viele Schwierigkeiten. Noch mangelhafter sind die Angaben der Literatur hinsichtlich der Trennung der beiden Hauptblütentypen, ferner die Angaben über Blütenfarbe und im allgemeinen auch über die Brakteen der *Physokaulideen* und *Eumuseen*. Doch sind auch sie wesentlich für das Bild des Subgenus, so daß ich sie in dieser Übersicht der Charaktere mit anführe, soweit es geht. Besser sind wir dagegen wieder über die Größe der Pflanzen und Dimensionen einzelner Teile informiert. In der Kultur nimmt erstere freilich meist stark ab und wechseln übrigens die meisten Einzelmaße stark bei der einzelnen Art, was

in den Diagnosen leider auch nicht genügend zum Ausdruck kommt (s. die Zitate über *M. rosacea* in der Beschreibung meines Materials).

Leider sind die Angaben der Monographen, zum großen Teil auch der Originalliteratur über die Blütenzahlen meist so mangelhaft, daß sich über die Verwertbarkeit dieses Merkmals erst auf Grund neuer eingehender Untersuchungen ein endgültiges Urteil fällen lassen wird. Auch für die übrigen Angaben besteht leider dieselbe Unsicherheit. Doch habe ich alle die von mir verwendeten Merkmale an zahlreichen Arten kontrolliert. — Die durch Fettdrück hervorgehobenen Merkmale finden gewöhnlich in der Diagnose Verwendung.

**Subg. Physocaulis.** Nichtfruchtende (meist auch fruchtende) Scharen mit meist **über 20** (bis 48) **Blüten, die stets in zwei Reihen** stehen. Dabei nimmt die Zahl der Blüten, wenigstens bei dem Typus *Ensete*, von unten nach oben zu, mit starken Schwankungen in der Kurve und ev. mäßiger Abnahme bei langer Blütezeit. Es kommen Zwitterblüten oder wenigstens sehr zwitterähnliche Blüten bei *Ensete* und andern Arten vor. Die Trennung der beiden Blütentypen ist meist keine scharfe. Die drei Kelchblätter besitzen nur eine kurze gemeinsame Basalzone. Ihre Ränder sind — wenigstens bei den nichtfruchtenden Blüten — über den Buchten fest verklebt. Die seitlichen Kronblätter sind ganz anders gebaut, liegen den Kelchblättern enge an und sind leicht zu übersehen (daher **„perigonium trilobatum“**, Fig. 4a). Das **mediane Kronblatt besitzt in der Regel eine lange Mittelspitze und zwei kürzere Seitenspitzen** („tepalum liberum“ trilobatum, Fig. 4a₁). Mehrblättriger Hüllteil meines Wissens stets unscheinbar mit rötlichen Farbtönen, nie gelb. Medianes inneres Staubblatt bei den nichtfruchtenden Blüten, wenigstens bei *Ensete*, meist vorhanden, z. T. so gut entwickelt wie die anderen Staubblätter.[1]) Früchte klein (max. ca. 5 cm), lederig, ungenießbar, doch z. T. wenigstens auch ohne Samenbildung wachstumsfähig bleibend. Vermehrung meist ausschließlich durch Samen. Samen hart; beim Typus groß.

**Stolonen meist fehlend.** Pflanzen meist mehrere Meter hoch. **Scheinstamm an der Basis stark verdickt**, von zahlreichen, daher scheinbar dicht stehenden Scheiden gebildet. Laubblätter sehr zahlreich, meist über 10, auf den obern Teil des Scheinstammes verteilt und nicht an dessen Ende konzentriert. Blattspreiten meist beidseitig spitz zulaufend, solid, wenig zerreißend, Seitennerven meist schräg abstehend. Brakteen in der Regel groß, fünf und mehrmal länger als nichtfruchtende Blüten, variierend, die untersten in Form und Größe zu den Laubblättern überleitend, grün, oft der obere Teil rot überlaufen, ohne leuchtende Farbe,

---

[1]) Es findet sich ebenso gut entwickelt wie die andern in der Regel in den Fruchtblüten von *Ensete*, und steht ihnen dort oft nur wenig nach bei *M. Cavendishii*. Es dürfte daher bei anderen *Eumuseen* und den *Rhodochlamydeen*, vor allem auch *Physokauliden* wenigstens in den Fruchtblüten ebenfalls öfter zu finden sein, als aus der Literatur ersichtlich ist.

meist an der Achse welkend. Infloreszenz nach dem Aufblühen sich neigend und Spitze meist überhängend, selten am Schluß senkrecht herunterhängend.

Typus: **M. Ensete.**

Zu den **Eumuseen** resp. **Rhodochlamydeen** leiten über durch:
kleine Zahl nichtfruchtender Blüten, pro Schar[1]) 10 bis 15 Blüten: *M. Buchananii, superba* und *nepalensis* (so im Schlüssel p. 14 in Schumann Mus; dagegen hat in der Artdiagnose[2]) p. 16 *M. Buchananii* nur 10, *nepalensis* sogar nur 7 bis 8 Blüten pro Schar); 10 bis 12 Blüten: *M. Schweinfurthii;*
einheitliche nichtgrüne Brakteenfärbung: *M. nepalensis;*
an der Basis nicht stark verdickten Stamm: *M. Schweinfurthii;*
kleine Samen: *M. gigantea, nepalensis, superba,* nach Baker auch *Livingstoniana* und *proboscoidea;*
ganzrandiges medianes Kronblatt ohne Seitenspitzen: *M. ventricosa, Schweinfurthii* und *elephantorum.*

Vor allem an die **Rhodochlamydeen** erinnert durch:
aufrechte Infloreszenz *M. elephantorum* und wenigstens anfangs auch *M. superba;*
„weißes" Perigonium (mehrblättriger Hüllteil oder Blüten): *M. superba, nepalensis* und *gigantea;*
einheitlichen Brakteentypus (auch unterste von den Laubblättern deutlich verschieden) *M. superba;*
abfallende Brakteen (wenigstens obere) und abfallende nichtfruchtende Blüten: *M. superba.*

Subg. **Eumusa** und **Rhodochlamys** unterscheiden sich gemeinsam von *Physocaulis* durch den an der Basis **nicht sehr**

---

[1]) Ich übersetze Schumanns Wort „series" mit Schar und nicht mit dem sonst üblichen „Reihe". Letzteres würde ja nahe liegen, da „biseriati" zweireihig bedeutet. Series kann aber bei Schumann nur die ganze Schar bedeuten, wenn er p. 14 von *M. Ensete* sagt: „flores ultra 20 pro serie"; es heißt nämlich p. 5: „erhöht sich die Zahl der Blüten, und sie kann bis auf 40 steigen, so finden wir Doppelreihen"; das würde also 20, resp. 21 Blüten auf die eine Reihe im Maximum ergeben. Die Zahl steigt freilich tatsächlich bis auf 48. Der Durchschnitt liegt aber unter 40 pro Schar. Eine Übersetzung mit „mehr als 20 Blüten pro Reihe" würde also den tatsächlichen normalen Verhältnissen nicht entsprechen!

[2]) Diese widersprechenden Angaben ein und desselben Autors in einem für die Systematik so wichtigen Merkmal und die hier z. T. nicht hervorgehobenen Widersprüche desselben und anderer Autoren in andern Punkten beschränken den Wert aller dieser Angaben natürlich leider ebenfalls. Da sie trotzdem Abweichungen vom Typischen zeigen oder sonst charakteristisch sind, verwende ich sie mangels besseren Materials doch. Sie sollen in erster Linie zeigen, wie weit ein Subgenus in den früher benutzten und den von mir hier noch beigefügten Merkmalen einheitlich ist und in welchen Merkmalen seine Arten vom Subgenus abweichen und welche Arten dies hauptsächlich tun. — Andere Widersprüche beruhen offenbar auf Druckfehlern, so wenn es pag. 14 heißt bei *M. elephantorum* „Truncus ad 7.75 cm altus" (statt 7.75 **m**) und p. 16 bei *M. nepalensis* „Truncus basi 60 m diametro" (statt 60 **cm**) etc.

**stark verdickten schlanken Scheinstamm.** Die seitlichen Kronblätter sind bei ihnen frei und nicht zu übersehen, Fig. 4b (daher **„Perigonium“ quinquelobatum**), stehen aber mit den Kelchblättern auf hoher gemeinsamer Basalzone (fast extrem Fig. 4b). Das **mediane Kronblatt ist meist ganzrandig**, ohne Seitenspitzen. Das med. innere Staubblatt fehlt den nichtfruchtenden Blüten meist völlig. Die Blüten zeigen bei den *Rhodochlamydeen* immer und bei den *Eumuscen*[1]) wenigstens z. T. eine lebhafte Farbe, die für Kelchblätter und seitliche Kronblätter meist durchaus einheitlich ist. Die Unterschiede dieser 5 Organe sind überhaupt nur noch gering. Die **Zahl der Blüten ist kleiner**, oft sehr konstant und, soweit mir ein Urteil möglich ist, in der Regel ohne große Schwankungen der Kurve. Dabei kann das Maximum schon in der Fruchtregion liegen (so *M. Cavendishii* und *M. Basjoo*) oder es liegt in den untersten Regionen der nichtfruchtenden Blüten (*Zürcher Rhodochlamydee* z. T.). Fruchtblüten und nichtfruchtende Blüten sind scharf geschieden, in sich viel einheitlicher als z. B. bei *Ensete*. Doch finden sich in meinem Material wenigstens immer einige wenige vermittelnde Blüten. Meist **mit Stolonenbildung**. Brakteen meist einheitlicher als bei *Physokaulideen*, selten persistent, meist subpersistent oder mit den nichtfruchtenden Blüten abfallend, meist ca. 2—4mal so lang als die nichtfruchtenden Blüten;[2]) oft lebhaft gefärbt, wenigstens an der Spitze.

Subg. **Eumusa** zeigt engere Beziehungen zu *Physocaulis* insoweit, als wenigstens die Blüten der einen der beiden Regionen in zwei Reihen stehen, und zwar sind fast stets die der nichtfruchtenden und die der obern Fruchtscharen zweireihig und nur die untersten Fruchtscharen einreihig. Sehr selten ist die Zweireihigkeit nur an Infl. basis (Fruchtscharen und ev. unterste nichtfruchtende Scharen) bemerkbar, während die obern einreihig und zudem sehr armblütig sind. Blüten in **größerer Zahl pro Schar** (meist 7—16, ausnahmsweise 2—23).

Medianes Kronblatt breit, **eiförmig** oder **oval**, zugespitzt (nicht „lineal“). Gemeinsame Basalzone des mehrblättrigen Hüllteils gleich $1/2$—$5/6$ der Blütenhüllänge oder (*discolor*, Infloreszenzende von *M. paradisiaca* subsp. Zürich) noch länger, ähnlich *Rhodochlamydeen*. Blüten nicht gelb, wenigstens nicht reingelb[3]). (Neben folgendem noch wohl das weitaus beste Merkmal gegenüber den Rhodochlamydeen, deren Blüten stets reingelb ge-

---

[1]) Schumann erwähnt bei keiner Art dieses Subgenus die Farbe. Ich halte mich daher an mein Material (bei *M. discolor* und der *M. paradisiaca* subsp. im botanischen Garten und Herbarium eine gleichmäßige intensive Rotfärbung der mehrblättrigen Hüllteile), ferner an kolorierte Abbildungen.

[2]) Bei *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum* var. *oleracea* ist sie, soweit bisher bekannt, 6mal so lang; für subsp. *troglodytarum* findet sich fünffache Länge angegeben.

[3]) Bei *M. paradisiaca* subsp. Zürich sind sie oberwärts gelb, für *Hilii* werden sie als hellgelb, bei *paradisiaca* subsp. *sapientum* var. *oleracea* als trübgelb angegeben.

färbt sind.) Brakteen meist $2\frac{1}{2}$—$3\frac{1}{2}$mal so lang als nichtfruchtende Blüten[1],) **obscure purpureae oder grün**, seltener *luteae, luteostriatae, scarlatinae,* im letzteren Fall meist stark blau bereift, also nicht von den leuchtenden Farben des folgenden Subgenus.

Im übrigen zeigen die Arten dieses Subgenus sehr große Differenzen, wie schon aus den bisherigen Angaben hervorgeht, so daß das Subgenus im Grunde genommen wieder in mehrere Untergruppen geteilt werden müßte — die jedoch mit der Anordnung von Schumann nicht übereinstimmen, soweit ich mir ein Urteil erlauben kann.

Ich hebe nur zwei davon hervor, da es mir wichtig erscheint, daß sie für diese Arbeit wenigstens auseinander gehalten werden.

a) Vom Typus **M. paradisiaca** mit ihren übrigens sehr stark voneinander abweichenden Subspezies! Fruchtblüten die epithalamen Teile bei der Reife nicht abwerfend, wenigstens teilweise zweireihig, meist kräftige Pflanzen mit wenigstens 2 m hohem Scheinstamm. Infl. 1 m lang oder länger. Hier schließe ich *M. Cavendishii* an.

b) Vom Typus **M. discolor.** Fruchtblüten die epithalamen Teile abwerfend, einreihig; ziemlich schlanke Pflanzen mit nicht meterlanger Infloreszenz.

In einzelnen Eigenschaften leiten zu den **Physokaulideen** über durch:

Fehlen von Stolonenbildung: *M. Hilii* und *glauca:*
große Samen, dicken Stamm und Größe (10 m): *M. Hilii;*
fast bis zur Basis gespaltenen mehrblättrigen Hüllteil: *M. fehi;*
bis 20 Blüten pro Schar: *M glauca* und *Banksii* (bei *Cavendishii* fand ich bis 33 Früchte. Bei den Nutzbananen ist die Kultur wohl nicht ohne Einfluß auf diese Zahl! Als große Seltenheit werden, offenbar mit Bezug auf *M (parad.* subsp.*) sapientum,* bis 400 Früchte an einer Infloreszenz erwähnt, also jedenfalls auch 20 Blüten pro Schar. Auch *M. Hilii,* die die Merkmale aller Subgenera in so sonderbarer Mischung enthält, dürfte hierher gehören, s. Bot. Magaz. Tab. 7401;
grüne Brakteen: *M. glauca;*
ungenießbare, nicht über 5 cm lange Früchte: *M. Hilii;* ebenso, doch mit längerer Frucht *M. glauca, M. paradisiaca* subsp. *seminifera, M. Fitzalanii, textilis, tomentosa* (aber 12 cm lang); ferner über 1200 m Höhe über Meer auf Tahiti wachsende Formen von *M. fehi;*
persistente Brakteen: *M. Cavendishii* u. a.

Zu den **Rhodochlamydeen** leiten über außer *M. discolor* (s. o.) durch:

lanzettliches med. Kronblatt: *M. lanceolata;*

---

[1]) Einige Ausnahmen siehe vorletzte Anmerkung.

Auftreten gelber Farbe an den Brakteen (die sich aber hier sogar weiter ausdehnt als bei den meisten *Rhodochlamydeen*): *M. lasiocarpa* und *flava*, gelb gestreift; ferner *M. malaccensis*, *M. (paradisiaca* subsp.) *seminifera* var. *Thomsonii;*

sehr kleine Blütenzahl: *M. lasiocarpa* (4—8 Blüten pro Braktee), *fehi* (6—8), *Fitzalanii* (7—10);

„aufrechte" Infloreszenz: *M. fehi, Hilii, troglodytarum, discolor* etc.

Subgenus **Rhodochlamys. Wenige** (2—4, selten 1—6) **Blüten pro Braktee.** Fruchtblüten und nichtfruchtende **Blüten** (nach Schumann oft)[1] **in einer Reihe. Kronblatt lineal.**[2]) Die freien Teile der Kelch- und seitl. Kronblätter bilden nur noch sehr kleine Zipfelchen auf der relativ sehr langen Basalzone. Der mehrblättrige Hüllteil ist gelb, seltener farblos Brakteen nicht grün, sondern mit **auffallender leuchtender Farbe** (*rubra, sanguinea, lilacina, violascens, flavobrunea)* oft mit gelber Spitze oder ganz gelb (ca. 1—2mal so lang als nichtfruchtende Blüten). Schlanke, zierlich gebaute Pflanzen, die in der Mehrheit eine Größe von nur 1,6 Metern erreichen sollen. Mit einer auf das Ende des Scheinstammes konzentrierten Krone von wenigen (max. ca. 7) Blättern.

Hierher **Zürcher Rhodochlamydee (= M. rosacea?).**

Von den 3 Subgenera ist wohl *Rhodochlamys* noch am einheitlichsten trotz der wenigen Angaben und trotz vorhandener Differenzen. Subg. *Eumusa* macht den Eindruck eines Sammelkastens für alles, was nicht zu *Rhodochlamys* oder *Physocaulis* gestellt werden kann, und von allem, was mit *M. paradisiaca* durch Mittelformen verbunden ist.

Die 3 Subgenera erregen in starkem Grade den Eindruck, daß sie Pflanzen von im allgemeinen gleicher Organisationshöhe enthalten. Man vergleiche in dieser Beziehung z. B. das Verhalten der Brakteen, die Schärfe der Trennung der Blütentypen und die Ausbildung des verwachsen-blättrigen Teiles der Blütenhülle. Subg. **Physocaulis** macht den Eindruck **einer Abteilung hierin primitiver, Rhodochlamys dagegen einer Abteilung spezialisierter Formen.** Für eine vergleichende Betrachtung, wie sie diese Arbeit darstellt, ist eine solche Einteilung natürlich von größtem Vorteil.

---

[1]) Es sollte vielleicht in Mus. p. 14 Zeile 13 statt „saepe" heißen semper; andernfalls könnte die discolor-Gruppe ja auch hierher genommen werden. Die von mir durchgesehenen Abbildungen und Beschreibungen dieses Subgenus zeigten stets einreihige Scharen wie die *Zürcher Rhodochlamydee*, was mir eben Anlaß gibt, auch hier einen Druckfehler zu vermuten. Das so oft zitierte wechselnde Verhalten gebietet freilich Vorsicht.

[2]) Ist wohl nur im Gegensatz zu dem breitern der *Eumuseen* so genannt. Meines Wissens ist es meist, wenn nicht immer, $^1/_4$ so breit als lang, ohne parallele Ränder auf den größten Teil der Länge und wenigstens oben lang ausgezogen. Die Verwendung des Wortes entspricht also hier dem üblichen Begriff nicht recht.

Daß es sich aber trotz allem nicht nur um verschieden hoch organisierte Formen eines und desselben Stammes oder verschiedene Stämme mit paralleler Entwicklung handelt, wird sich später bei Besprechung der Lage der Honigspalten mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ergeben. Es läßt sich daher schon jetzt vermuten, daß die **Physokaulideen einen fast durchweg primitiv gebliebenen Stamm darstellen dürften, während die Eumuseen und Rhodochlamydeen die Vertreter anderer in den meisten Punkten weit höher differenzierter Stämme umfassen. Dabei schließen sich die Eumuseen in der Organisationshöhe einiger ihrer Formen enge an die Physokaulideen an. Ihre typischen Vertreter** *(M. sapientum, Cavendishii)* **erreichen jedoch die höchste Stufe der Entwicklung in der Fruchtbildung, nicht aber in der Spezialisation von Blütenhülle, Blütenzahl und Brakteen. Hierin geht die Discolorgruppe höher. Die weitgehendsten Umbildungen und vor allem Reduktionen bieten in dieser Hinsicht aber die Rhodochlamydeen,** die durch eine weite Kluft von den *Physokaulideen* und den typischen *Eumuseen* getrennt sind, aber wieder ziemlich enge an die Discolorgruppe anschließen.

## C. Übersicht über die Wachstumsbedingungen und ihren Einfluß auf Organbau, Organ- und Artdifferenzierung.

Wegen der grundlegenden Bedeutung nicht nur für die allen Bananen zukommenden Differenzen von Infloreszenzbasis und -Spitze (wie Reduktion des weiblichen Geschlechts nach der Infloreszenzspitze hin, Trugfruchtbildung an der Infloreszenzbasis etc.), sondern auch für die gröberen und feineren Unterschiede zwischen den Sektionen resp. Arten (wie z. B. Abstufung im Hervorbringen von Trugfrüchten, in der Verwachsung der Blütenhülle, der Griffelreduktion, der Schärfe der Abgrenzung der Blütentypen etc.) usw. muß ich, um fortwährende Wiederholungen zu vermeiden, hier noch auf einige Punkte eingehen. Da sie bisher überhaupt gar keine Berücksichtigung erfahren haben, oder nur vereinzelte kurze, auf einige Arten bezügliche Angaben vorliegen, die zu kurz und allgemein gefaßt sind, um einen Vergleich zu ermöglichen, beziehe ich mich hauptsächlich auf die selbstgewonnenen Resultate. Auf einzelne besonders wichtige Details werde ich in späteren Teilen der Arbeit ausführlicher zurückkommen.

Auch über die Wachstumsbedingungen der Laubblätter muß hier gesprochen werden, wiewohl sie, streng genommen, aus dem Rahmen der Untersuchung herausfallen. Ihre Hereinziehung ist aber notwendigerweise darin begründet, daß einerseits später zu besprechende Artbesonderheiten (siehe Materialbeschreibung) nur hierdurch verständlich werden, und daß andererseits nur so die Entstehungsbedingungen der Tragblätter voll und ganz gewürdigt werden können, vor allem aber auch, weil so die Bedeutung der mechanischen Beeinflussung für die ganze Pflanze und nicht nur für einzelne Teile nachgewiesen werden kann. Ohnedies würde den späteren Ausführungen stets das Odium von Ausnahmebildungen anhaften.

## 1. Wachstumsbedingungen der Laubblätter und ihr Bau.

Wiewohl nicht nur vergleichende Beobachtungen, sondern überhaupt jede genauere Untersuchung bisher fehlte, lassen sich doch auf Grund der gewonnenen Resultate die Grundbedingungen der Laubblattentwicklung scharf erkennen. Für weitere Forschungen bietet sich hier ein sehr Erfolg versprechendes Arbeitsgebiet.

Die ältesten Blätter müssen hier außer Betracht bleiben. Uns interessieren nur diejenigen Gebilde, die innerhalb des Scheinstammes entstehen.

Es ist klar, daß der Scheinstamm für sie ein vortrefflicher Schutz ist, doch nur so weit, als er die Anlage nicht allzu sehr in der Entwicklung hemmt.[1]) Die Anlage entwickelt sich am Grunde eines vom Lichte abgeschlossenen Raumes.[2]) Auch der Luftabschluß ist naturgemäß ein sehr weitgehender. Der Raum zur Entwicklung ist fest umgrenzt, er ist gegeben durch die Innenwände des Scheinstammes, resp. der Scheiden der zwei bis drei nächstälteren Blätter. Über die Zeitintervalle, in der die Blattanlagen einander folgen, fehlen alle Angaben. Sie sind nur aus den Intervallen zu vermuten, in denen die Blätter am oberen Scheinstammende sichtbar werden, sofern keine Anlagen unterdrückt werden. Wiewohl in dieser Hinsicht (Anlageintervall) auf Differenzen zwischen den einzelnen Arten zu schließen ist, ist doch für alle Bananen konstant, daß das junge Blatt sich hauptsächlich nur in einer Richtung entwickeln kann, nämlich nach oben. Die Breitenentwicklung ist beschränkt wie der Raum. Der Wand folgend, rollt sich das Blatt sofort ein, die Ränder treffen sich sehr bald und legen sich über- und ineinander. Die Deckung ist nicht ganz konstant (wenigstens bei den Brakteen nicht, die hierin denselben Gesetzen folgen). Meist ist der linke[3]) Rand außen. Dies hängt (s. auch Eichler über die Kannazeen, Schumann über verschiedene Familien) damit zusammen, daß die Blattspirale von rechts[3]) über die Mitte vorn nach links verläuft, also im Sinne der Uhrzeigerrichtung. Infolgedessen steht rechts von jedem Blatt schon ein älteres und — weil auch noch wachsendes — physiologisch konkurrierendes, durch sein Hineinragen in den Bildungsraum aber auch mechanisch hemmendes Blatt. Links fehlt ein solcher Konkurrent zunächst, und die mechanische Hemmung tritt ebenfalls erst später auf, da z. B. bei $^1/_3$ Stellung der rechte Rand den Mittelnerv des nächstälteren Blattes nach Zurücklegung von $^1/_3$, der links aber erst nach Zurücklegung von $^2/_3$ des Umfanges des Scheinstammhohlraumes erreicht. Darin ist wohl die Deckungslage, sicherer aber noch das immer konstatierbare Überwiegen der Breite der linken Spreitenhälfte über die der rechten begründet. (Weitere Beeinflussung, wie Asymmetrie von Blattspreitengrund und -spitze, s. Materialbeschreibung, *Zürcher Rhodochlamydee = M. rosacea?)* Wie lange kann das Spreitenwachstum dauern? Naturgemäß nur so lange, bis der

---

[1]) Ich habe den Eindruck, ganz besonders nach dem Zergliedern eines über 2 m hohen Exemplars der *Zürcher Rhodochlamydee*, das schon fast ganz abgestorben war, ohne zum Blühen Anstalten zu machen — daß diese Hemmung oft genug bis zur Unterdrückung von Blattanlagen, ja der Entwicklung aller neuen Organe geht, indem ihnen Raum und Luft ganz entzogen ist. In der Natur sind die Umstände zwar wohl etwas günstiger insofern, als durch die Windstöße indirekt der Scheinstamm gelockert und damit etwas Raum geschaffen wird.

[2]) Ein leerer Raum ist freilich — im untersuchten Exemplar wenigstens — nicht vorhanden. Der ganze Scheinstammgrund und die Scheide des letzten Blattes ist mit weichen jungen Organanlagen resp. Organen ausgefüllt!

[3]) Siehe Anmerkung p. 241.

ganze Raum von den eingerollten Hälften ausgefüllt ist. Damit ist die maximale Spreitenbreite eines Blattes beim Heraustreten aus dem Scheinstamm also mechanisch bestimmt. Darüber, wieweit Norm und Maximum zusammentreffen, kann nur entschieden werden durch die noch fehlenden Beobachtungen über die lichte Weite des Scheinstammes der einzelnen Arten und der jeweiligen Spreitenbreite beim Austritt aus dem Scheinstamm. — Das aus dem Scheinstamm heraustretende Blatt zeigt beim Aufrollen sowohl an der Spitze wie am Spreitenrand regelmäßig ein dünnes, rasch welkendes und abfallendes Häutchen (ebenso verlaubende Brakteen). Es sind dies durchaus keine besonderen Organe oder Teile mit besonderer Funktion, sondern nur die Ränder, die sich eben entwickeln, soweit Raum vorhanden war, deren Zellen aber nicht weit genug entwickelt sind, um bei der mit dem Heraustreten aus dem Scheinstamm verbundenen Veränderung der Wachstumsbedingungen (in erster Linie Feuchtigkeitsänderung, resp. größere Trockenheit, ferner Beleuchtungs- und Temperaturschwankungen) existenzfähig bleiben zu können. Das Wachstum der Blätter geht übrigens auch nach dem Heraustreten noch weiter, doch fehlen auch hier Angaben und genaue Maße. Die Entstehung der langen, resp. immer längeren Scheiden wird unter den erwähnten Umständen auch verständlich; denn die später angelegten Blätter, die von einer gewissen Zeit an mit dem Unterblatt des älteren Blattes hinaufwachsen, müssen von einer bestimmten Stelle an der Entwicklung der Spreite des letzteren nach unten eine Grenze setzen (s. Asymmetrie des Blattgrundes der *Zürcher Rhodochlamydee*).

Für einen umfangreichen Scheinstamm sind, nach Abbildungen und Blattdimensionen zu urteilen, zugleich an beiden Enden zugespitzte, wenig asymmetrische Blätter mit absolut großer Spreite und stark gebogenen Spreitenrändern, kurzem Stiel (und ziemlich einheitlich schräg nach oben verlaufenden Seitennerven) charakteristisch. Bei schlankem Scheinstamm sind — wenigstens die späteren Blätter — (s. *Zürcher Rhodochlamydee* und *M. paradisiaca* etc.!) oft am Grund oder auch an der Spitze ± halbkreisförmig abgerundet oder noch mehr gestutzt, manchmal mit sehr starker Asymmetrie von Grund und Spitze (s. ebendort), mit wenig gebogenen oder fast genau parallelen Seitenrändern, z. T. langem Stiel und mit an den Blättern verschiedener Insertion (ja sogar am selben Blatt) oft sehr verschieden gerichteten Seitennerven, die im Extrem alle fast senkrecht auf der Mittelrippe stehen. Die ersten Blätter dieser Typen, die dem Zwang des Scheinstammes nicht oder weniger ausgesetzt sind, haben mehr den Charakter der ersterwähnten Blätter (beidendig spitz zulaufend, Rand gleichmäßig gebogen, Seitennerven schräg nach vorn verlaufend).

Die Scheide und z. T. auch der Blattstiel zeigen die mechanische Beeinflussung aufs deutlichste in ihrem der Umgebung genau angepaßten Querschnitt. Die Mittelnervrinne ist also hier wenigstens z. T. mechanisch begründet und nicht teleologisch als Wasserzuleitungsrinne zu erklären. Das Abfallen der Spreitenhälfte von der Mittelrippe weg und die Schädigungen, die solche Wassermengen an den im Zentrum befindlichen jungen Teilen notwendigerweise anrichten müßten, sprechen wohl auch zur Genüge dagegen.

## 2. Wachstumsbedingungen des Infloreszenzträgers und der Übergangsblätter.

Nach Baker füllt der noch junge Infloreszenzträger den ganzen ihm überlassenen Raum aus.[1] Anfangs ist er ein weicher Strang, kann und muß

[1]) Siehe Anm. 2, p. 269.

sich also der Umgebung in der Kontur anpassen. Über die Anlagezeit und die besonderen Anlagen und Wachstumsbedingungen der Übergangsblätter ist gar nichts bekannt. Zu vermuten ist, daß die Bedingungen denen der Laubblätter ähnlich sind in jenen Fällen, wo das Übergangsblatt ihnen ähnlich ist, und daß sie denen der Brakteen ähnlich sind, wo die Farbe etc. denen der letzteren ähnlich ist.

### 3. Die Wachstumsbedingungen der Infloreszenzachse.

Der Unterschied gegenüber dem Infloreszenzträger besteht zunächst darin, daß der letztere nahe am Boden, am Grunde der engen Scheinstammhöhlung entsteht, nach Ausbildung der großen Blätter, die offenbar Baustoff im Überfluß liefern können, soweit die Bedingungen günstig, resp. zwingend sind. Die Infloreszenzachse dagegen entsteht insofern unter ungünstigern Umständen, als sie durch den langen Infloreszenzträger von den Nährquellen getrennt ist und zudem nur einen Teil der Nahrung erhält, da der Infloreszenzträger einen großen Teil der Baustoffe zu seiner eigenen Festigung verwenden muß, während ein anderer Teil für die Frucht- und Brakteenbildung verwendet wird. Damit steht wohl in Zusammenhang, daß die am Infloreszenzträger enorm gestreckten Internodien jetzt immer kürzer und kürzer werden. Es treten hier also ähnliche Entwicklungsbedingungen auf wie am Basalteil. Mit Rücksicht auf einzelne Ausnahmefälle (die an anderer Stelle zitiert werden) und auf die Einheitlichkeit der ganzen Achse ist wohl die Ursache der Differenzierung der ganzen Achse am besten zu formulieren wie folgt: Die reichlich mit Seitenorganen besetzte Achse zeigt ein geringes Längenwachstum, solange die Seitenorgane stark wachsen (Basalteil); wo die Entwicklung der letzteren gehemmt wird, tritt eine plötzliche Streckung der Achse ein, bis die Seitenorgane sich wieder entwickeln können und damit die Streckung der Achse wieder aufhört.

Auch innerhalb ein und derselben Infloreszenz zeigen sich an der Infloreszenzachse Verschiedenheiten von Bedeutung. Bei *M. Ensete* zeigt das Achsenende ein geringes Längen- und starkes Breitenwachstum ungefähr so lange, als neue Organe (Tragblätter, vor allem Blüten) an der betreffenden Stelle ausgebildet werden. Später überwiegt das Längenwachstum immer mehr, indem es absolut zunimmt, wie aus den Differenzen der Internodienlänge gefolgert werden kann (vorausgesetzt, daß die Anlage in gleichen Intervallen erfolgt!). Vor allem ist diese Längenzunahme eine relativ starke, in dem das anfangs überwiegende Breitenwachstum später stark abnimmt und wohl ganz zum Stillstand kommt vor Abschluß des Längenwachstums (auf große Strecken gleicher Durchmesser bei nach unten zunehmender Internodienlänge). Ähnlich, aber soweit bisher zu ersehen weniger ausgeprägt, ist das Verhalten in der Nichtfruchtregion der andern Arten. Ausnahmsweise kommt auch eine geringe relative oder sogar absolute Zunahme des Breitenwachstums an spätern Achsenteilen im Ver-

gleich zum vorausgehenden vor (*Zürcher Rhodochlamydee* und *Ensete I*).

Durchaus parallel ist übrigens das Wachstum der von der Achse ausgegliederten Organe, also von Tragblatt und Blüte: anfangs starkes Breiten- und geringes Längenwachstum, dann Verlangsamung und endlich Stillstand im erstern, Beschleunigung im zweiten. Auch bei der nichtfruchtenden Blüte bildet den Wendepunkt ungefähr die Zeit nach der Anlage der letzten (funktionierenden) Organe, also der Staubblätter. Die durchaus rudimentären Fruchtblätter werden erst in der Periode beschleunigten Längenwachstums bemerkbar.

Einen drastischen Beweis dafür, daß das Breitenwachstum der Achse nur soweit geht, als Raum vorhanden ist, und daß sie nicht imstande ist, ihren Anhangsorganen gegenüber dominierend aufzutreten, bilden die beim Öffnen der Brakteen tiefen Eindrücke der sie jeweils berührenden Blüten. Diese Eindrücke sind stets so deutlich, daß die Zahl der Blüten der Schar (resp. der Innenreihe) ohne weiteres daraus bestimmt werden kann. (Fig. 10 und 12 und Schumanns Abbildung Fig. 1 in Mus.). Die Eindrücke können freilich später, lange nachdem sich Brakteen und Blüten vom noch geschlossenen Kolben abgehoben haben und so nicht den leisesten Druck mehr ausüben, wieder etwas verwischen. Durchaus charakteristisch für das Verhalten von Achse und Brakteen ist, daß die Eindrücke derselben oder — bei zweireihiger Schar — gleichalteriger Blüten an den betreffenden Brakteen bei weitem undeutlicher sind als an der Achse, und zwar sowohl auf der Innen- als auch der Außenseite der Brakteen.

### 4. Der der Scheinstammhöhlung entsprechende Raum über dem Vegetationskegel der Infloreszenz.

Die Brakteen entstehen aber doch in gewisser Hinsicht nicht mehr unter denselben Bedingungen wie die Laubblätter. Kein fester Scheinstamm hindert die Breitenentwicklung mehr. Der viel geringere Unterschied in den Entwicklungsbedingungen der Brakteen und die wenigstens im Vergleich zum Längenwachstum der Achse schnellere Aufeinanderfolge der Anlage gestatten eine Beeinflussung der älteren Brakteen durch die jüngeren, so daß der der Scheinstammhöhlung entsprechende von den nächstälteren Brakteen gebildete Raum, resp. der Raum über dem Vegetationspunkt nicht zylinderförmig sein muß, sondern kuppelförmig sein kann (s. Fig. 6, I und 17a). Damit wird auch die enorme Längsstreckung des Blattes (Scheide + Stiel + Mittelnerv) nicht mehr erzwungen.

### 5. Wachstumsdifferenzen am Vegetationskegel?

Über das Ende der Infloreszenzachse ist nur zu bemerken, daß das wenige Material Unterschiede zeigte, die ebenfalls von mechanischer Bedeutung sein dürften. Bei *M. Ensete* war der Vegetationskegel flacher als bei der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) und den von Schumann und Möbius gegebenen Abbildungen von *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen*. Doch wechselt

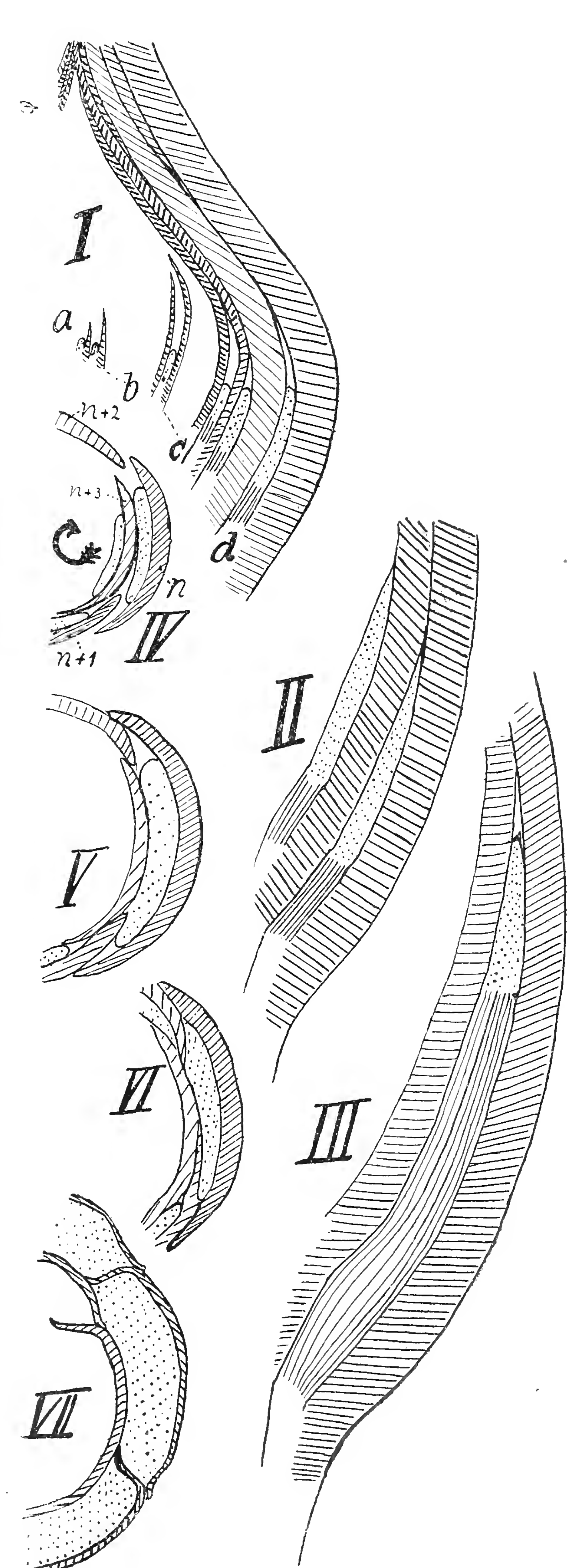



Fig. 6.

Abgrenzung des Blütenbildungsraumes und Wachstumsbedingungen der Tragblätter. III u. VII nach *M. Cavendishii*, übrige nach *Ensete*. Alle schwach schematisiert. In IV—VII ist der Umriß der Schar an Stelle der einzelnen sie bildenden Blüten gesetzt. Die Scharen sind einreihig dargestellt.

Längsschraffiert: Fruchtknoten.

Punktiert: epithalame Blütenteile.

Weißgelassener Teil unter dem Fruchtknoten: Podium.

Schräg schraffiert: Tragblatt.

I a u. IV Primordialstadien.

I b—d u. V junge Knospen.

II u. VI nichtfruchtende Blüten vor dem Öffnen.

III u. VII Fruchtblüten vor dem Öffnen.

auch das Verhalten innerhalb einer Art (resp. an ein und demselben Individuum mit dem Alter der Infloreszenz?), da er sowohl bei *Ensete* als bei der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) an der älteren Infloreszenz etwas steiler war. Damit wechseln auch die Bedingungen für das Längenwachstum der Tragblätter, da sie bei flachem Vegetationskegel länger senkrecht auf der Achsenoberfläche wachsen können, ohne an die umhüllenden ältern Tragblätter zu stoßen, als dies bei steilerem Kegel der Fall ist. Im letzteren Fall ergibt sich also eine frühere Hemmung des Spitzenwachstums (s. u.), resp. stärkere Hemmung der Spreitenbildung. Lange und kurze, persistente und hinfällige Tragblätter dürften also z. T. auch damit begründet sein.

## 6. Wachstumsbedingungen der Tragblätter.

Die Grundzüge sind dieselben wie beim Laubblatt: Stellung in Spiralen, auf der die Dreierzeilen besonders auffallen, und gleichmäßige Wachstumsbedingungen durch weitgehenden Abschluß von der Außenwelt bis kurz vor dem Öffnen. Einige bedeutungsvolle Änderungen gegenüber den Bedingungen des Laubblattes sind oben unter 4. erwähnt worden, vor allem die Möglichkeit der mechanischen Beeinflussung der älteren Brakteen durch die folgenden nur wenig jüngeren, wodurch gegenüber der vertikalen Stellung der Laubblattscheiden hier eine nach außen geneigte (wenigstens im unteren Teil) umso eher zustande kommt, als die Brakteen sich ungefähr senkrecht auf der kegelförmigen Vegetationskegeloberfläche anlegen und zunächst in dieser Richtung wachsen, also nach oben divergieren. Junge Infloreszenzen standen mir nicht zu Gebote und in der Literatur finde ich auch keine verwertbaren Angaben über sie, so daß die Entstehung der unteren Brakteen und des jungen Infloreszenzkolbens nicht untersucht werden konnte. Wesentlich ist, daß der Raum, in den hinein die Brakteen wachsen, nicht mehr einen hohen Zylinder darstellt, wie dies im jungen Scheinstamm der Fall ist, sondern eine relativ niedrige **breite Kuppel** (Fig. 6, I und 17a). Hier müssen nach kurzer Zeit eines vollständig ungehemmten, kontaktlosen Wachstums (Fig. 6, I, a, b und 6, II) die spitzen Ränder der Brakteen oben und außen an feste und ihnen widerstehende Wände stoßen (Fig. 6, I, c), ihnen entlang einwärts wandern und sich nähern, bis sich der linke und rechte über- resp. ineinanderschieben. Am stärksten ist dies natürlich oben der Fall, wo der Raum am engsten ist, während nahe der Basis eine Berührung nicht eintreten kann, da die Basis der Brakteenanlage nicht um den ganzen Vegetationskegel herumreicht. Infolge der engen Spirale am Vegetationskegel und des relativ geringen Breitenwachstums desselben wird die Tiefenentwicklung nahe der Brakteenbasis bald gehemmt und erfolgt auch oben bald Kontakt nach innen mit den jüngeren Brakteen (Fig. 6, I, c, IV etc.), so daß ein weiteres Tiefenwachstum bald nur noch insoweit möglich ist, als das allgemeine Wachstum, besonders aber das Auseinanderschieben der verschiedenen Brakteen durch die Streckung der Internodien dafür Raum schafft. Inzwischen hat oben — innerhalb der eben angegebenen Grenzen — eine Be-

grenzung des erst ungehemmten Breitenwachstums stattgefunden, nachdem die auf der Grundspirale benachbarten Brakteen in engen seitlichen Kontakt getreten sind (vergl. 6, VI). Diese Erweiterung nach der Seite ist an den proximalsten Teilen naturgemäß am längsten möglich. Aus meinem freilich kleinen Material glaube ich entnehmen zu dürfen, daß die Breite der Brakteenanlage ein und derselben Infloreszenz nicht konstant ist, also schon vor dem Auftreten des ersten Kontakts eine den Wirkungen des späteren Kontaktes durchaus parallele Beeinflussung stattfindet,[1]) in dem Sinne, daß die Brakteen möglichst früh möglichst große Breite erreichen. Differenzen, die mit der allgemeinen Abnahme nach der Infloreszenzspitze nichts zu tun haben, sind immer zu konstatieren. Ihre Ursachen sind nicht leicht ersichtlich. Wie später auszuführen sein wird, halten sie sich aber an Dreier-, Fünfer- etc. -zeilen, dürften also mechanisch begründet sein. Von der Achsenkrümmung, Stellung zur Sonne etc. sind sie sicher unabhängig. — Um Mißverständnissen vorzubeugen, bemerke ich noch, daß die Brakteenadern alle ziemlich längsgerichtet, also ± parallel sind (Fig. 5g), daß daher auch das Wachstum in dieser Richtung vor sich gehen muß. Wenn ich von seitlicher Verbreiterung etc. spreche, so ist damit die Verbreiterung durch neue von unten herauf wachsende Teile gemeint, nicht aber ein Vorwachsen medianer Teile nach der Seite. In der Unmöglichkeit solchen Wachstums nach der Seite hin liegt wieder ein sehr charakteristischer Unterschied zwischen den Brakteen und den Laubblättern, deren Spreite intensiv von der Mediane nach der Seite wachsen kann. In dieser Unmöglichkeit sekundärer Verbreitung von der Mediane aus dürfte auch irgendwie, durch Vermittlung der Vererbung und ontogenetische Vorausnahme von notwendigen Anpassungen späterer Stadien etc. die merkwürdige Breite der Brakteenanlage begründet sein.

Bei *Ensete* recht spät, nachdem der Raum nach der Tiefe und nach der Seite in der Hauptsache okkupiert ist, bei der *Zürcher Rhodochlamydee* relativ früher setzt ein zweites Stadium stärkeren Längenwachstums des jungen Tragblattes ein. Da die älteren Tragblätter sich über dem Vegetationskegel einrollen, stößt die Spitze der jüngeren Blätter, wie schon oben bemerkt, bald an die Innenwand eines alten Blattes und wächst nun derselben entlang nach aufwärts und innen. Auch dieses Wachstum findet eine Grenze unmittelbar unter der Spitze des nächstäußern Blattes der Grundspirale (nicht der Dreierzeile), da die Blätter von einer gewissen Höhe über der Insertionsstelle an bis ganz oben eingerollt sind, sodaß sich — und dies ist wohl der wichtigste Gegensatz zum Laubblatt! — für jüngere Organe gar kein Ausweg nach oben findet. Mit dem langsamen, natürlich durch das Abheben der älteren Tragblätter beeinflußten Wachstum der nächst äußern Blätter

---

[1]) Vergleiche auch die deutliche, in meiner schematischen Figur eher zu starke Einwärtskrümmung der Spitzen junger Brakteen, bevor sie an die Innenwand der Kuppel stoßen (6, I, a und b).

wird aber auch für das innerste Blatt immer wieder ein wenig neuer Raum geschaffen, so daß auch das Längenwachstum in der noch so hermetisch geschlossenen Infloreszenz nicht ganz zum Stillstand kommt. In dieser relativ lange dauernden Periode allseitig gehemmten Wachstums macht sich besonders bei *M. Ensete* ein relativ beträchtliches Erstarken (vergl. 6, I, b, d, innerstes und äußerstes Tragblatt), d. h. Tiefenzunahme von der Mediane nach außen hin bemerkbar. Das vorher weiche Organ, das sich ganz der Umgebung anpassen mußte, wird dadurch immer mehr befähigt, seine Umgebung zu beeinflussen, und sich so selber Raum zu schaffen. Die Wölbung von der Basis bis zur Spitze wird dadurch eine immer gleichmäßigere (Fig. 6, II und III. Bei *Ensete* anfangs nach außen stark konvexe Krümmung im untern Teil, oben gerader Verlauf, Fig. 17a. Bei höher spezialisierten Formen mit stets schwächern Tragblättern und gleichmäßigerem Achsenwachstum ist die Form konstanter).

Unter diesen Umständen ist die Frage von größter Wichtigkeit; ob der gegenseitige Druck der Tragblätter überall gleich stark ist, oder ob sich konstante Differenzen finden, und wo im letzteren Falle die Stellen geringster Hemmung, d. h. geringsten Druckes sich befinden. Es ist klar, daß letztere Stellen für die endgültige Entwicklung noch jüngerer, weniger kräftiger Organe am günstigsten sind. Daß die ersten Stadien und die Anlagebedingungen keine ausschlaggebende Rolle spielen, ist bei der spätern starken Druckzunahme und dem zuerst überall noch reichlich zur Verfügung stehenden Raum selbstverständlich.

## 7. Der Blütenbildungsraum.[1])

Aus obigem ergibt sich ohne weiteres, daß der untere Teil eines Tragblattes vor dem oberen insofern ausgezeichnet ist, als in spätern Stadien die Innenblätter auf den oberen Teil, d. h. von der Stelle der Krümmung zur Spitze hin, einen immer stärkeren Druck ausüben, während im untern Teil der anfangs ebenfalls vorhandene Druck stets nicht nur viel weniger senkrecht auftritt, sondern sogar mit dem Einsetzen eines stärkeren Achsenwachstums abnimmt, sodaß hier sogar freier Raum entsteht (Fig. 6, Id im Vergl. zu Ic), soweit die Zunahme des Tiefendurchmessers des Blattes nicht die Distanzverringerung übertrifft. Letzteres ist aber, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht der Fall. Auch die Höhe dieses Raumes von der Insertionsstelle des Blattes bis zur Einwärtskrümmung resp. Kontakt mit den innern Blättern nimmt übrigens mit dem Erstarken und sich Strecken der jüngern Tragblätter auch in der letzten Periode noch etwas zu. Da die nächste und die zweitnächste Braktee der Grundspirale (Fig. 6, IV ff.; Asymmetrie der Schar übertrieben stark dargestellt!) aber mit ihrem linken, resp. rechten Rand sich zwischen Achse und

---

[1]) In Fig 6, I—VII denke man sich zur Illustration dieses Abschnittes einfach die Blüten weg!

ein als Ausgangspunkt genommenes Tragblatt (die Basis ist im Max. fast halb stengelumfassend) einschieben, so ist natürlich auch dessen mittlerer Teil bevorzugt. Die günstigste Stelle liegt aber rechts von der Mitte, 1) weil die Dreierzeilen nach links ansteigen (vom Beobachter aus gesehen), 2) weil der rechte Rand der linksstehenden Brakteen vor dem linken der rechtsstehenden in jeder Beziehung voraus ist.

### 8. Die Wachstumsbedingungen der Blütenschar.

In der Schar spielt — wenigstens in reichblütigen Scharen — die Einzelblüte nur eine sehr untergeordnete Rolle. Die Wachstumsbedingungen der Blüte sind daher durchaus abhängig von denen der Schar. Wie oben dargestellt (s. auch Fig. 6, Ib, c und IV) wächst dieselbe in einen Raum hinein, der innen z. T. wenigstens an die Achse anschließt und, dem Achsenumfang folgend, am meisten nach der Breite, am wenigsten nach der Tiefe entwickelt ist. Die nötige Tiefe zur Blütenentwicklung wird durch die kleinen Abstände bei der Brakteenanlage gewonnen, später vor allem durch das Breitenwachstum der Achse vor Erstarkung der Brakteen. Die Höhe des Raumes ist früh begrenzt und zwar durch die Stelle, wo die anfangs nach außen neigenden Brakteen infolge der erzwungenen Umbiegung der Spitze und Einrollung der Ränder nach innen neigen und damit auf der Innenseite mit den folgenden Brakteen in Kontakt geraten (Fig. 6, Ic und d).

Die Blüten legen sich — wie später ausführlich darzustellen ist — in ± bestimmter Zahl von rechts nach links an, in der Richtung also, in der am meisten Raum zur Verfügung steht, und in der auch die Brakteen zunächst am stärksten wachsen. Wo die Tiefe des Blütenbildungsraumes größer ist als die der Blütenanlage, ist die Stellung in zwei verkeilten Reihen resp. in einer Zickzackreihe möglich; wo beide übereinstimmen, ist Einreihigkeit eine Notwendigkeit.

Die Blüten legen sich (in der untersuchten nichtfruchtenden Region wenigstens) dicht nebeneinander an, sodaß sie seitlich bald in Kontakt treten. Da sie stiellos auf dem Polster oder in der Blattachsel aufsitzen, ist höchstens durch ein fächerartiges Ausweichen (Fig. 8, 9 und 12) bei der einzelnen Blüte eine Seitenentwicklung möglich, die stärker ist als die der Blütenbasis. Da aber in der Regel der ganze verfügbare Raum am Blütenbildungsgrund wenigstens nach links hin von Anlagen bedeckt wird, ist auch diese Möglichkeit von Raumgewinn in der Regel sehr eingeschränkt, wenn sie auch bei *M. Cavendishii* in relativ hohem Maße vorhanden ist. An einigen Infloreszenzen ließ sich nicht selten eine Unterdrückung der am meisten links stehenden Anlage konstatieren (Fig 11a, R.), ein Versagen auf früher Entwicklungsstufe. Genaueres hierüber und über andere solche mechanische Beeinflussungen wird bei der ausführlichen Behandlung der Partialinfloreszenz zur Sprache kommen.

Nachdem die Blüten sich nach der Breite und Tiefe (Fig. 6, Ia) möglichst Raum gesichert haben, beginnt ebenfalls eine zweite Periode sehr intensiven Längenwachstums (Fig. 6, Ia, b und d) und zwar hauptsächlich der Hülle. Es dauert so lange, bis auch nach dieser Richtung kein Raum mehr vorhanden ist. Dann folgt eine allgemeine Periode der Kräftigung (Fig. 6, II etc.; s. auch Ontogenie der Blüte).

Die Blüten sind anfangs ganz schutzlos den Wirkungen des Drucks der Brakteen ausgesetzt, wie aus der Konturbeeinflussung zu erkennen ist. Nach der Erstarkung, besonders des Fruchtknotens, ändert sich die Sachlage sehr zu ihrem Vorteil. Sie beeinflussen nun zunächst die anliegende Achsenpartie, dann — aber weniger stark — auch die Innen- und Außenseite der anliegenden Brakteen. Immerhin ist, wie in Fig. 6, III (Innenseite, ca. 2 cm über Fruchtbasis) angedeutet, auch bei so großen Früchten wie bei *Cavendishii* der Einfluß der Brakteen noch weit überwiegend.

Aus dieser Beobachtung ungleichen Widerstandes von Achse und Innenbrakteen sowie aus der Tatsache, daß die Brakteenbasis sich über die Fortsetzung der Achsenkontur resp. der Internodien nach außen vorwölbt, ergibt sich logischerweise, daß in dem Raum vom Blattachselgrunde bis zum Ansatz des nächsten auf der Dreierzeile folgenden Tragblattes wieder besonders geringe mechanische Hemmungen, also besonders günstige Entwicklungsbedingungen vorhanden sind. Damit steht in Einklang, daß der Fruchtknoten sich in der Hauptsache in diesem Raum entwickelt. (Er kann ev. noch an der Brakteenbasis nach oben vergrößert sein bis zur Stelle, wo die Fruchtknotenbildung der entsprechenden nächsten Schar begann.) In diesen Raum teilt sich mit dem Fruchtknoten aber noch das Podium. Geringe Internodienlänge geht in meinem Material aber mit geringer Podialhöhe, resp. völliger Reduktion desselben parallel — eine nach Mitteilung dieser Tatsache leicht verständliche und wohl bei den Bananen allgemeine Erscheinung.

## 9. Die Internodienlänge und ihr Zusammenhang mit Frucht- und Nichtfruchtblüten, Zahl der Blüten etc.

Die Internodienlänge zeigt, abgesehen von individuellen Schwankungen, die ev. zu Verlaubung führen (*Ensete II* und *M. coccinea* in Peters fl. bras.), einerseits charakteristisches Verhalten für die einzelnen Arten und Subgenera, anderseits für die verschiedenen Teile der Infloreszenzachse. Ausnahmslos zeigt sich von der Infloreszenzbasis nach der Spitze eine **Abnahme der Internodienlänge** und zwar als Fortsetzung der Abnahme der Internodienlänge in der Region der Übergangsblätter. Die Abnahme ist dabei in der Frucht- resp. Trugfruchtzone kleiner als in der Region der Übergangsblätter, aber stärker als in der Region der nichtfruchtenden Blüten, wo die Internodienlänge schließlich ± konstant, die

Abnahme also sehr gering wird.[1]) Die Abnahme nach oben ist also eine primäre Eigenschaft des Wachstums der Achse oberhalb der Laubblattregion und nicht etwa allein induziert durch die reichliche Fruchtbildung, wie man ohne Berücksichtigung des Infloreszenzträgers leicht glauben könnte. Bei *Musa Ensete* war die Abnahme in der Fruchtzone beider Exemplare (trotz der starken absoluten Differenz in der Größe der Internodien bei I und II) eine relativ kleine und gleichmäßige, auch ein großer Teil der Nichtfruchtzone zeigte noch eine deutliche Abnahme, so daß die Kurve der Internodienlänge einen ziemlich gleichmäßigen Verlauf und im Vergleich zu den folgenden minimale Differenzierung zeigt. *M. Cavendishii* (Region der Übergangsblätter fehlte fast ganz) zeigte in der Trugfruchtregion im Vergleich zu *Ensete* (sowohl absolut als auf den Achsendurchmesser bezogen) größere Internodien und ein prozentuell viel stärkeres Fallen gegen die Nichtfruchtregion hin, in der Nichtfruchtregion dagegen größere Konstanz, auch in deren unterem Teil. Die Kurve zeigt an der Grenze beider Regionen somit einen Knick. Noch weit deutlicher ist die Differenzierung bei der *Zürcher Rhodochlamydee*, indem die Kurve in der Fruchtzone noch stärker fällt und noch viel unvermittelter in die noch konstantere Kurve der Nichtfruchtzone übergeht. Diese Kurve ist also offenbar die spezialisierteste. Sekundäre Abweichungen durch Verlangsamung der Abnahme oder gar Zunahme gegen das Achsenende hin habe ich bei der *Zürcher Rhodochlamydee* und *Ensete I* beobachtet. Sie sind aber im Vergleich zum Gesamtverlauf ganz unbeträchtlich, auch bleibt die Länge dieser Internodien unter derjenigen des obersten Internodiums der Fruchtzone. Die Abweichungen sind also für die Ausbildung der Hauptblütentypen bedeutungslos.

Die Unterschiede im Verlauf des für die Organisationshöhe einer Art so charakteristischen ersten Kurventeils werden dadurch noch wesentlich mehr herausgehoben, daß bei *M. Ensete* die **Zahl der Fruchtscharen** zwar eine sehr wechselnde, meist aber eine relativ recht große ist, meist 20—30 und mehr (auffallend klein bei Wittmacks 2. Ex.). Bei *M. Cavendishii* ist sie etwas kleiner und enger begrenzt (nach Angaben der Literatur und genügend vollständigen Fruchtständen in hiesigen Schaufenstern ca. 16—18). Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?)* endlich ist sie sehr klein und wenig wechselnd, nämlich 4—5. Dasselbe gilt für die andern *Rhodochlamydeen*, übrigens auch für *M. discolor* etc. Sehr charakteristisch ist wieder das Verhalten der auch sonst vom Typus abweichenden *M. superba*. Nach der Abbildung (diesbezügliche Textangaben fehlen) hat sie ebenfalls relativ sehr lange Internodien der Fruchtzone und geringe Zahl von Fruchtscharen.

Die **Ursache** für die erwähnten Unterschiede der untersuchten Arten vermute ich in folgendem: Bei *Ensete* ist die Trugfruchtbildung gering. Die Trugfrüchte sind nicht nur absolut klein gegen-

---

[1]) Beispielsweise betragen die Internodienlängen von unten nach oben am Infloreszenzträger 10 cm, 6 cm; in der Fruchtregion 4 cm, 3 cm. $2^1/_2$ cm; in der Nichtfruchtregion 1,5 cm, 1,2 cm, 1,0 cm . . . 0,9 cm etc. Siehe auch Fig. 5a, b, c.

über den Gemüse- und Eßbananen, sondern auch relativ klein gegenüber denen aller *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen*, an der Größe der Pflanze, Achsenquerschnitt in der Fruchtregion etc. gemessen. Sie beanspruchen also einen relativ sehr kleinen Teil der zugeführten Nahrungsmenge. Die echten Fruchtblüten haben ebenfalls einen geringen Einfluß auf die Anlage, resp. Wachstum der nächsten Infloreszenzteile, da sie erst nach erfolgter Befruchtung, wenn die Infloreszenz sich schon ein gutes Stück weiter entwickelt hat, höhere Ansprüche stellen. Der Einfluß der Fruchtblüten im weiteren Sinne auf das Wachstum der Nichtfruchtregion ist also unbedeutend, der weitere Verlauf der Kurve daher in der Hauptsache der Ausdruck der Abnahme der Wachstumsenergie des Achsenendes. Die Bildung von echten, stets samenlosen Trugfrüchten *(M. Cavendishii)* oder Trugfrüchten mit gelegentlicher Samenbildung (*Rhodochlamydeen*) stellt dagegen weit höhere Anforderungen, einerseits weil sie relativ weit mehr Stoff beanspruchen, vor allem aber weil sie ihn recht früh (wohl sofort) und unfehlbar in Anspruch nehmen (Trugfrüchte von fast voller Größe in noch geschlossenen Brakteen!). Die Vegetationsspitze wird daher sofort nach der Bildung der ersten Blüte einer äußerst scharfen Konkurrenz ausgesetzt, daher rasche Abnahme ihres Längenwachstums, so lange Trugfrüchte angelegt werden, ± konstante Internodienlänge, sowie dies aufhört.

Die früher erwähnte **Brakteenreduktion** dürfte wohl zumteil wenigstens ebenfalls hierauf zurückzuführen sein. Ein sprechender Beweis in dieser Hinsicht ist *M. coccinea,* deren Brakteen noch verlaubungsfähig und persistent sind und die pro Schar nur 1—2 Blüten bildet (die Angaben schwanken übrigens), während die *Zürcher Rhodochlamydee* mit meist vier oder sogar fünf Blüten pro Tragblatt weit stärker beeinflußt wird. Womöglich noch drastischer ist das Verhalten der Physokaulidee *Musa superba,* bei der in der Fruchtregion die Tragblätter persistieren, in der Nichtfruchtregion aber abfallen. Dies Verhalten dürfte trotz seiner Seltenheit Anspruch machen auf eine deutliche Ursprünglichkeit gegenüber dem Verhalten der höher spezialisierten Formen, wo alle Brakteen, auch die der Fruchtregion, abfallen und in Größe und Funktion gleichstark reduziert sind.

Auch die **Gesamtzahl der Blütenscharen** steht vermutlich unter diesem Einfluß: *Ensete* bis 500 Scharen nach Wittmack (= ca. 15000 Blüten, eher mehr), *Zürcher Rhodochlamydee* höchstens 170 Scharen (= ca. 500 Blüten). Die ungleichmäßige Zunahme der Blütenzahl in der Nichtfruchtzone bei *Ensete* (bis wenigstens zum ca. 100. Tragblatt) gegenüber der Konstanz, resp. Abnahme bei den Vertretern von Subg. *Eumusa* und *Rhodochlamys* und die Durchschnittszahlen der Nichtfruchtblüten pro Schar: 25—35 bei *Physokaulideen* (max. 48 bei *Ensete*), 10—15 bei *Eumuseen* (max. 33, oft auch unter 10), 2—4 (max. 6) bei *Rhodochlamydeen* dürften in diesem Zusammenhang erwähnt werden, zumal auch eine experimentelle Behandlung dieser Fragen möglich

und praktisch nicht unwichtig ist.[1]) Andererseits ist schon im vorigen Abschnitt (Wachstumsbedingungen der Blütenschar) darauf hingewiesen worden, daß die Internodienlänge die Fruchtknotenlänge bestimmen hilft, indem der Fruchtknoten an der oberen Grenze des Internodiums (der Dreierzeile) plötzlich auf größere Wachstumsschwierigkeiten stößt.

Die Regionenbildung der Infloreszenz ist daher, soweit bisher ein Urteil gestattet ist, wohl begründet:

1. physiologisch durch reichlichere Ernährung im unteren Teil, der dem oberen zugleich Nahrung entzieht,
2. mechanisch durch Wachstumshemmung auf früherer Stufe im oberen Teil durch Bildung kürzerer Internodien.

## II. Teil: Beschreibung und Herkunft des Materials.

Der erstuntersuchte Blütenstand, **Musa Ensete** (Fig. 7), als **Ensete I** zitiert, war im November 1906 von Herrn Prof. Wegelin in Frauenfeld an Herrn Prof. Schröter übersandt worden. Herr Dr. Ullmann, in dessen Garten in **Mammern**, Kt. Thurgau am Bodensee, die Pflanze gewachsen war, hatte die Freundlichkeit, mir u. a. folgende Mitteilung zukommen zu lassen: „In den letzten 10 Jahren kamen in den Gärten der Anstalt 3 Pflanzen zum Blühen. Ein 1899 blühendes Exemplar, das reichlich von Bienen besucht wurde, reifte 150—200 Samen. Die Pflanze war etwa 14—15 Jahre alt Die Form und Größe der Früchte war etwa die einer Kastanie mit drei Samen, welch letztere einer länglichen Haselnuß glichen. Die Früchte reichten etwa bis zur halben Länge der Infloreszenz hinauf.[2]) — Das Exemplar stammt von einem aus einer Samenhandlung bezogenen Samen und begann erst Anfang August zu blühen, die andern schon Anfang Juni.[3]) Das Blühen dauert bis ein Jahr. Die Pflanzen erreichen eine Höhe von 7—8 m. Der Blütenstand liegt weit über im flachen Bogen, die Brakteen stehen etwas von der Achse ab („tulpenförmig").“

Ich füge diesen Angaben bei, daß die untersuchte Pflanze trotz des spätern Beginns des Blühens (Anfang August 1906) doch schon im November 2 Samen von 1 cm Durchmesser trug. (Ganz

[1]) Nach Versetzen soll besonders reichliche Fruchtbildung eintreten. Abschneiden der Stolonen dürfte zum selben Ziele führen.

[2]) Soweit mir bekannt, bleibt die Fruchtregion auch bei *M. Ensete* an Länge deutlich hinter der Nichtfruchtregion zurück.

[3]) Mit diesen Exemplaren stimmt auch das im botanischen Garten der Universität Zürich jetzt blühende Exemplar im Beginn der Blütezeit (Juni 1912) überein (s. *Ensete IV*).

ausgereifte Samen übertreffen diese Dimensionen noch um ca. 50 Prozent.) Der Blütenstand maß, von der Basis der untersten Brakteen bis zur Spitze der zu oberst sichtbaren gerechnet, ca. 1 m. Die Achse war etwas gekrümmt, im obern Teil nach anfänglicher schwacher Verjüngung deutlich verdickt. Die Hüllen und Fruchtknoten der Fruchtblüten im weitern Sinne (s. Fig. 7, e und f), waren alle welk, mit folgenden Ausnahmen: a) In den obersten Scharen dieses Typus waren einige wenige Fruchtknoten ganz oder teilweise grün bis grüngelb, also ± frisch. Sie zeichneten sich alle dadurch aus, daß sie entweder fast reife Samen oder keimlose Samen oder dann doch Ovula besaßen, die wenigstens deutlich, aber nur wenig weiter entwickelt waren als die der übrigen Fruchtknoten. b) Sämtliche Fruchtknoten der untersten Scharen waren gleichmäßig frisch und grün (Fig. 7e). — Die untersten Scharen der nichtfruchtenden Blüten waren stark zersetzt und verschimmelt, sodaß für einige Scharen nicht einmal die Zahl der Blüten festgestellt werden konnte. Weiter oben befanden sich besser und dann gut erhaltene Blüten desselben Typus. Die Blüten, die sich hinter noch geschlossenen oder erst im Laboratorium geöffneten Brakteen befanden, waren intakt. — Die Fruchtblüten verpackte ich, je die Blüten jeder Schar zusammen, in Papierdüten; die nichtfruchtenden Blüten dagegen wurden, soweit sie frisch waren, unter Erhaltung der natürlichen Gruppierung in Formol konserviert. Die Spitze der Achse mit den obersten Brakteen und allen Primordien wurde gleichfalls in Formol gelegt. Zur Untersuchung wurden die Fruchtblüten, nach einer ersten Prüfung in unverändertem Zustand, in verdünnter Milchsäure aufgekocht. Bei den Nichtfruchtblüten traten — wie aus dem Vergleich mit Messungen an noch ganz frischen Blüten sich ergab — während der Aufbewahrung gleichmäßige Veränderungen der Längenmaße ein. Ein sicheres Studium der Druck- und Kontaktverhältnisse war an ihnen trotzdem noch möglich. Bemerkenswert ist, daß die Vegetationsspitze von den Brakteen so fest umschlossen ist, daß im Laufe von ca. 4 Monaten kein Tröpfchen Flüssigkeit in den von den letzteren gebildeten Hohlraum gelangen konnte. — Einige Blütenscharen waren von *Limax agrestis* verwüstet.[1])

---

[1]) Bemerkenswert ist, daß die Schnecken nur die Blüten und einen Teil ihres Podiums verzehrten, Achse und Brakteen unberührt lassend. Erstere Teile zeigen, nach der Färbung des Messers beim Schnitt zu urteilen, weniger Gerbsäure. — Für das Vorhandensein einer chemischen Differenz (allenfalls von Unterschieden im physikalischen Verhalten der Zellwände begleitet) zwischen den einzelnen Blütenteilen, resp. den Blüten und den benachbarten Teilen der Pflanze, spricht auch die Verteilung verschiedener Pilze, die sich während der Untersuchung rasch auf dem Material in unliebsamer Weise breitmachten. Besonders der Pollen und mit ihm bestreute Blütenteile sowie die Antheren waren ganz von weißen und rötlichen Hyphen umsponnen, zu denen sich später blaue und grüne, innen rostrote Häufchen gesellten, zumteil mit Konidien. Auch in der Nähe der Honigspalten fanden sie sich; viel spärlicher waren sie am Griffel und fehlten an Filament und Blütenhülle sowie an Achse und Tragblatt ganz, soweit ihnen keine Verletzung den Zugang zu den feuchten Zellen des Innern öffnete. Auf den natürlichen Narben der abgefallenen Blüten und Brakteen anderer Arten fehlten sie ebenfalls völlig, so daß die Pflanze vor dem Ein-

Die Untersuchung dieses Blütenstandes (über 4000 Blüten) wurde Ende Frühjahr 1907 abgeschlossen.

Gegen Ende Oktober 1908 erhielt ich durch die Firma Winter einen zweiten Blütenstand von *M. Ensete* (zitiert als **Ensete II**) von **Bordighera**. Das Exemplar, von dem er stammte, war laut den erbetenen begleitenden Mitteilungen 6 Jahre alt, hatte am

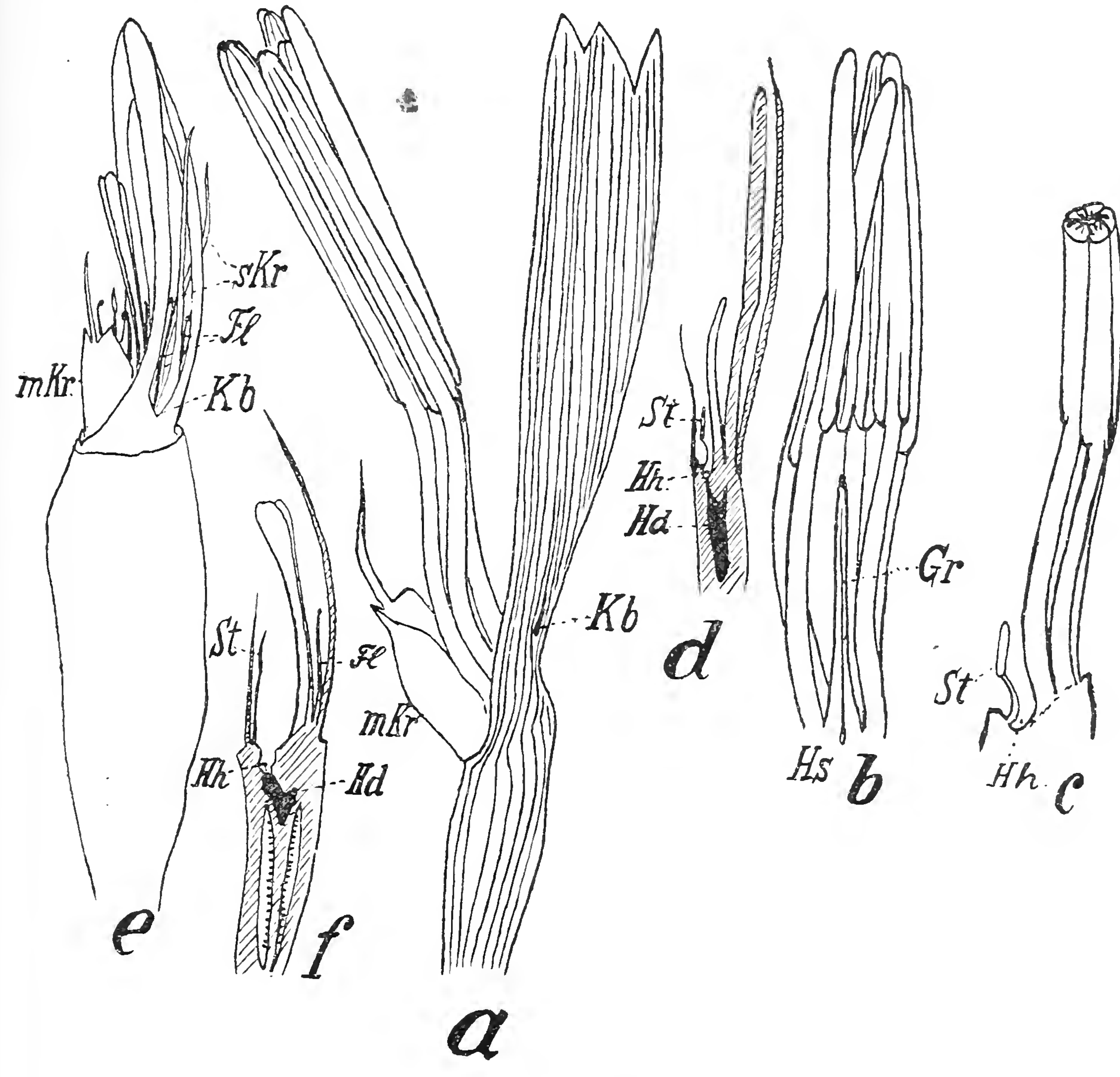



Fig. 7. *M. Ensete I.*

*a—d* nichtfruchtende Blüten. *a* von links; *b* Sexualblätter excl. Staminodium von hinten; *c* Andrözeum von links (oberer Teil der Antheren entfernt, um die Raumausnützung zu zeigen; *d* Blüte im Radialschnitt, von links. — *e* u. *f* Fruchtblüten: *e* Trugfruchtblüte der untersten Schar; *f* Fruchtblüte im engeren Sinne, ohne Samenbildung, daher ohne Fruchtknotenwachstum. — *Fl* Filament. *Hd* Honigdrüse. *Hh* Honighöhle. *Gr* Griffel. Übrige Buchstaben s. Fig. 2.
*a—c* in ca. $1^1/_3$, *e—f* in ca. $^9/_{10}$ nat. Gr., *d* stärker verkleinert.

1. September 1908 zu blühen begonnen und besaß eine Höhe von 3 m. Die Infloreszenz war nach SO geneigt, ca. 40° von der

---

dringen des Pilzes wohl geschützt erscheint. Auch auf den Schnittflächen eines in Kalkpulver eingelegten Stammsektors von *M. Cavendishii* traten sie nach Abwaschen des Kalkes in Massen in kurzer Zeit auf, aber wieder nicht auf der natürlichen Außenfläche.

Vertikalen abweichend. Der Same, aus dem die Pflanze gezogen wurde, stammt von einem Exemplar aus einem Garten von Bordighera. Eine Anfrage wegen noch zweifelhafter Punkte blieb unbeantwortet. Die Länge des Blütenstandes betrug 98 cm, wiewohl die Pflanze nur halb so lange geblüht hatte als *M. Ens. I* und nur die halbe Höhe erreichte! Die Zahl der Blüten betrug weit über 4000. Die den Brakteen vorangehenden „Übergangsblätter" waren grün. Die ersten Brakteen waren fast ganz vertrocknet, die folgenden dagegen noch frisch und rot. Der ganze Kolben sowie die entblätterte Achse war erst leicht gekrümmt. Die untersten ca. 20 Brakteen waren, nach oben abnehmend und in die gewöhnliche Tragblattform übergehend, verlaubt (Fig. 5 f), d. h. der scheidig verbreiterte, gleichmäßig von parallelen Nerven durchzogene Blattgrund resp. das Unterblatt besaß, ohne eine Spur von Stiel und Mittelnerv zu zeigen, an den Rändern und der Spitze Reste einer Blattspreite, eine bei Bananen hie und da konstatierte Bildung (s. z. B. Masters, Penzig, Petersen, Fl. br.). Bei den untersten Brakteen besaß jede solche die parallelnervigen Brakteen umrandende Spreitenhälfte ungefähr 5 cm Breite. Die Blüten an der Infloreszenzbasis waren wie bei *Ens. I* welk; doch waren auch hier alle Fruchtknoten der ersten (4) Scharen ganz frisch, ebenso ein kleiner Teil der obersten Scharen mit gut entwickelten Fruchtknoten, die sich durch ihre etwas größeren Samenanlagen auszeichnete. Die Fruchtblüten wurden wieder — unter Erhaltung der Stellung in der Schar (ev. durch Zusammennähen) — in Papier verpackt und trocken aufbewahrt. Die unteren Nichtfruchtblüten befanden sich ebenfalls in lebhafter Fäulnis, die später folgenden waren intakt. In den Blüten befanden sich lebende Syrphuslarven, Aphiden, Staphylinen, ferner tote Exemplare von Syrphus und anderen Fliegen, Ameisen und zwei Bienen. Die lebenden Tiere fanden sich immer zwischen den vertrockneten Fruchtknoten und in welken Blüten. Durch ihre Größe und Beweglichkeit scheinen — bei der Größe des Pollens — hauptsächlich die Syrphiden und Bienen als Bestäuber geeignet. Auch das in Mammern blühende Exemplar wurde laut Mitteilung des Gärtners fleißig von Bienen besucht. Dasselbe gilt für das seit Juni 1912 im Freien im bot. Garten der Universität Zürich blühende Exemplar. In den Tropen kommt der Besuch durch langschnäbelige Vögel dazu. Die in den Brakteenachseln herrschende hohe Temperatur dürfte bei dem Eintritt kühlerer Nächte neben (oder, weil die Tiere sich nicht weniger häufig in pollen- und honigleeren Scharen befanden, sogar eher als) Pollen und Honig einen Teil der Insekten angelockt haben. — Bei der Untersuchung der Blüten ging ich in der Weise vor, daß ich den umgekehrt aufgehängten Blütenstand jeweils das älteste Tragblatt mit der zugehörigen Schar entnahm und die letztere auf alle wichtigen Punkte sofort untersuchte. Darauf wurde die Schar in toto zu späterer eingehender Untersuchung konserviert und die nächste in Angriff genommen. Trotz des großen Saftverlustes aus den Wunden und wiewohl die freihängende Pflanze kein Wasser aufnehmen konnte — immerhin war sie vor direkter Sonne ge-

schützt — blieb der jüngere, in natürlichem Zustand obere Teil fortwährend lebenskräftig,[1]) so daß ich stets frische Blüten untersuchen konnte. Erst nach ca. 3 Wochen gelangte ich so zu ca. 1 cm langen Blütenknospen, die wegen der großen Brüchigkeit eine Untersuchung nur bei großem Zeitverlust gestattet hätten. Deshalb wurde die Vegetationsspitze als Ganzes konserviert und später untersucht. — Es fand sich im ganzen Blütenstand kein einziger über die von fast allen Anlagen erreichten ersten Stadien (ca. $^1/_2$—1 mm Durchmesser) weiter entwickelter Same.

Von *Musa Ensete* standen mir ferner noch eine Hälfte eines der Länge nach aufgeschnittenen und so als Ganzes ohne Pressung getrockneten Blütenstandes (Grand Hôtel **Locarno**, leg. Oberforstmeister Merz, dedit Prof. Bourgeois; zitiert als **Ens. III)**, sowie eine Anzahl einzelner Blüten und ganzer Blütenscharen mit Tragblatt, offenbar vom selben Exemplar im botanischen Museum resp. im Herbarium generale der eidg. technischen Hochschule in Zürich zur Untersuchung zur Verfügung.

Im Juni 1912 erblühte auch eine Banane dieser Art im bot. Garten der Universität **Zürich** (zitiert als **Ens. IV)**. Ihre Gesamthöhe (Boden bis zum Ende der noch jungen Infloreszenz) beträgt ca. 6 m. Das längste Blatt erreichte ohne Stiel eine Länge von 4 m. Der Blütenstand beginnt ca. $4^1/_2$ m über dem Boden und ist dicht von zahlreichen Übergangsblättern an kurzem Infloreszenzträger umgeben. Die ersten Brakteen waren noch blaßgrün, ohne Rot, wie übrigens auch die Blattnerven nur wenig Rot zeigten. Ca. 14 Tage nach dem Aufblühen sichtbare Tragblätter zeigten aber die *Ensete* eigene dunkelbraune Färbung. Nach Versetzung ins Gewächshaus wurden die Brakteen gelb. Ende November zeigten sich Spuren von Samenbildung in den obersten Fruchtscharen. In den unteren ist deutlich und ausnahmslos Ansatz zu Trugfruchtbildung bemerkbar. Eine eingehende Untersuchung konnte natürlich noch nicht stattfinden.

Etwas vor *Ensete II* waren in Alkohol konservierte Infloreszenzteile von **M. Cavendishii** eingetroffen, die Herr Prof. Schröter bei einer Frühjahrsreise von den Kanaren aus den Bananenkulturen des Herrn Perez in **Orotava** für mich mitgebracht hatte. — Es lagen drei Infloreszenzteile vor. Der eine **(Cavendishii I)** bestand aus der Basis einer Infloreszenz, deren oberer Teil durch einen Schnitt senkrecht zur Achse entfernt worden war, sodaß nur Trugfruchtblüten, resp. die basalen Teile der Fruchtknoten

[1]) Für die Fruchtregion ist dies eine alte viel verwendete Erfahrung; denn bekanntlich werden fast alle Exportbananen an der Infloreszenzachse verschickt und bis zum Verbrauch möglichst im Dunkeln und Kühlen gehalten, wo sie lange fast unverändert bleiben sollen, um ans Licht gebracht in wenigen Tagen auszureifen, falls dies intensiv genug ist. Sehr demonstrativ ist auch das Verhalten der jetzt blühenden *M. paradisiaca* subsp. Zürich, deren Infloreszenz noch weiter wächst und blüht, wiewohl sämtliche Blätter, Scheinstamm und, so weit zu sehen, auch der Infloreszenzträger schon lange total welk sind. Das Wachstum findet also jetzt — ca. 17 Monate nach Beginn des Blühens — offenbar nur noch auf Kosten der Infloreszenzachse statt.

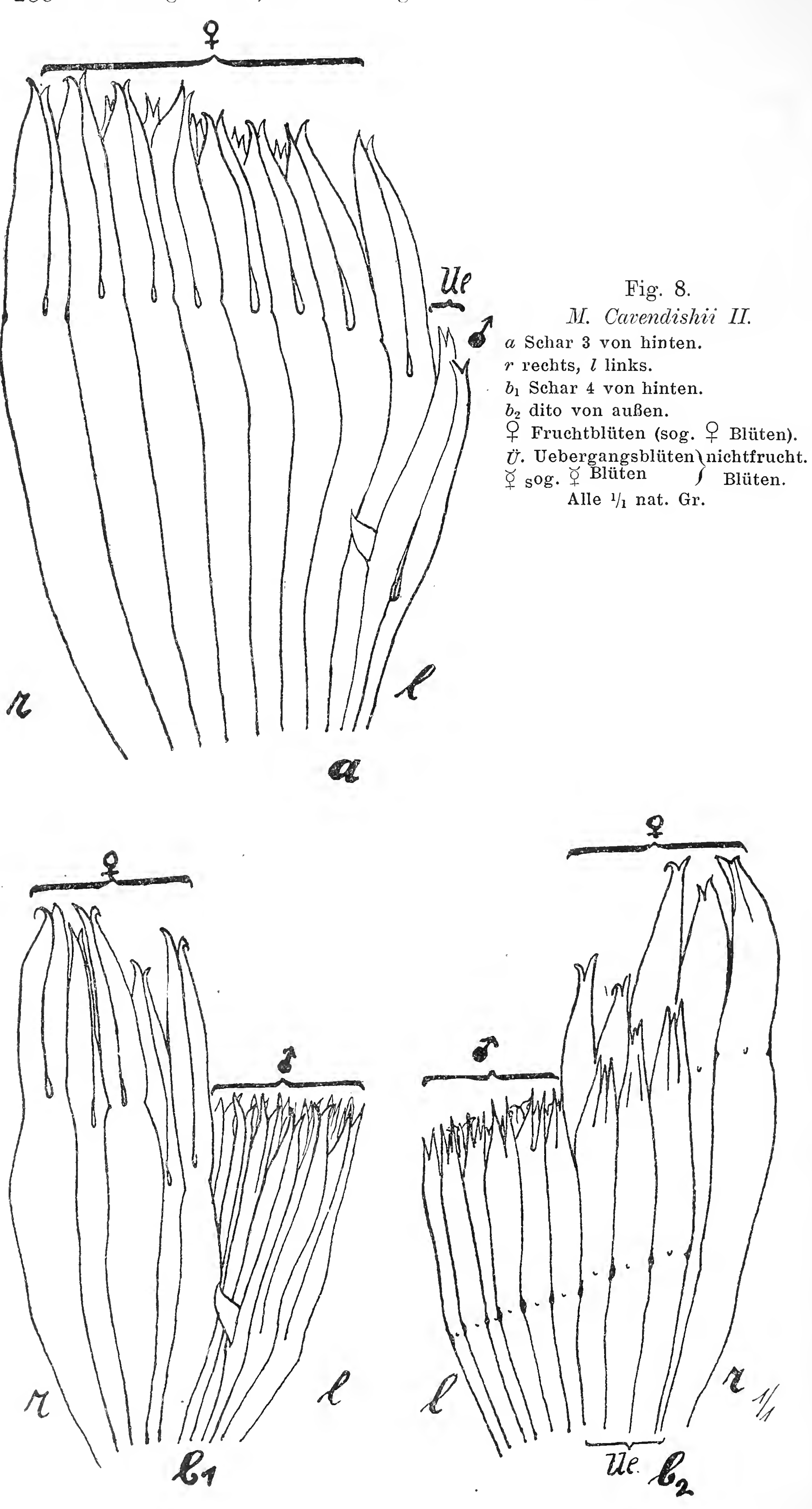



Fig. 8.
*M. Cavendishii II.*
*a* Schar 3 von hinten.
*r* rechts, *l* links.
$b_1$ Schar 4 von hinten.
$b_2$ dito von außen.
♀ Fruchtblüten (sog. ♀ Blüten).
*Ü.* Uebergangsblüten } nichtfrucht.
☿ sog. ☿ Blüten } Blüten.
Alle 1/1 nat. Gr.

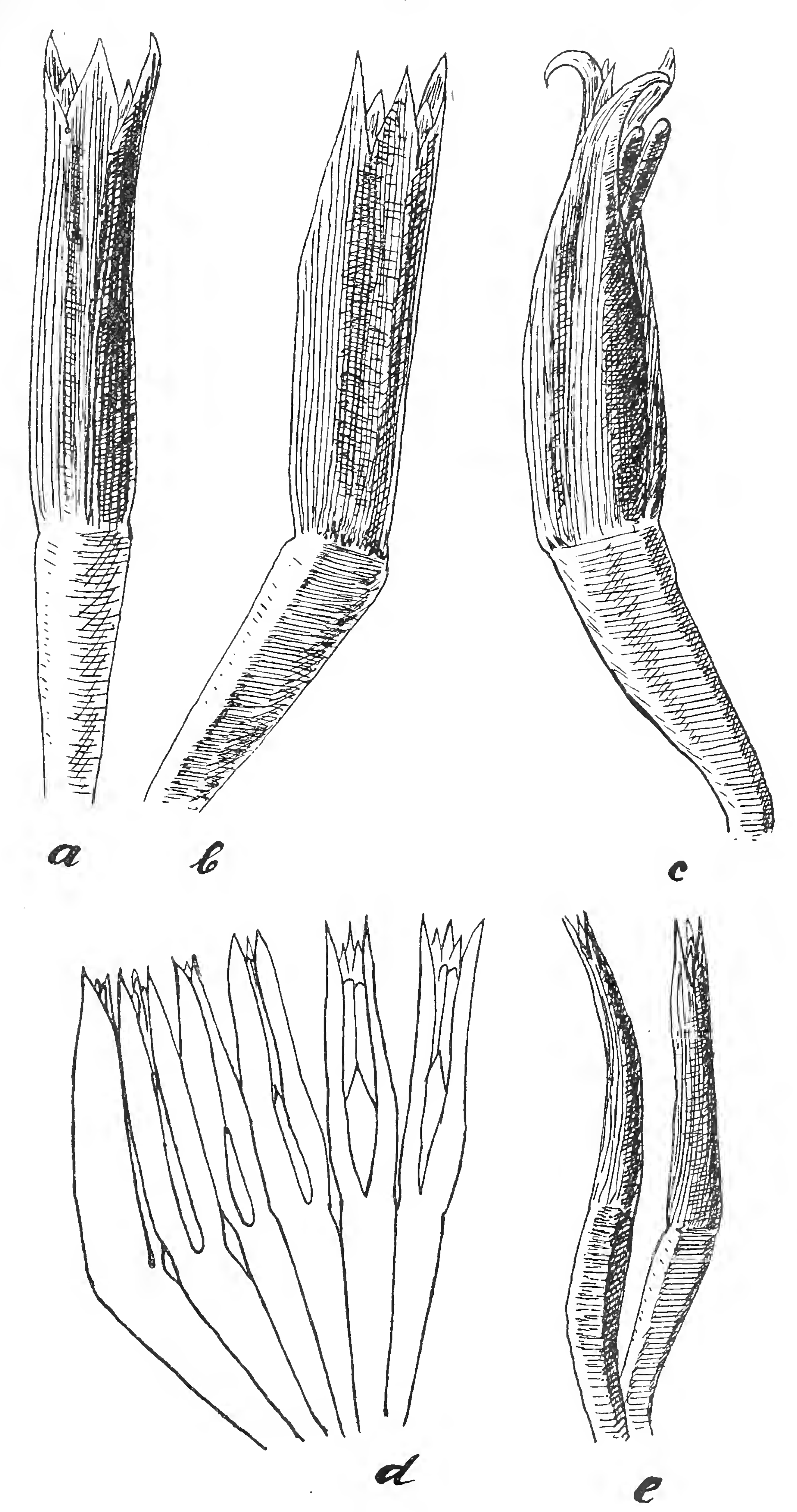



Fig. 9. *M. Cavendishii III.* Nichtfruchtende Blüten.
*a* Binnenblüte der Außenreihe, von vorn. *b* Randblüte rechts, von vorn. *c* Binnenblüte der Außenreihe, von rechts. *d* Rechter Flügel der Innenreihe, von hinten. *e* Je eine Blüte der Außen- und der Innenreihe, von links. *a—c* $1\frac{1}{2}$ nat. Gr.; *d—e* $\frac{1}{1}$ nat. Gr.

übrig geblieben waren. Seine Fortsetzung dürfte, nach Achsenquerschnitt, Blütenzahl und -größe, der als **Cavendishii II** zu besprechende Teil sein. Er enthielt Trugfruchtblüten (Fig. 8a, $b_1$, $b_2$, ♀), scheinbar „weibliche" (Fig. 8, *Ue*) und „neutrale" Blüten (d. h. Blüten vom Bau der nichtfruchtenden Blüten, doch mit leeren Antheren, in der Figur 8 als ♂ bezeichnet), inkl. Vegetationsspitze, war also hinsichtlich der Blütentypen weitaus am vollständigsten. **Cavendishii III** endlich war gleich II der obere Teil einer Infloreszenz, enthielt aber nur sog. „neutrale" Blüten (Fig. 9), die wesentlich kräftiger gebaut waren als bei II. Dieses Stück war das größte und besonders größer als II. An dem Umstand, daß die Brakteenbasen und Blüten weit senkrechter zur Achse standen als bei II und I, war zu erkennen, daß III wohl einer wesentlich ältern und entsprechend längern Infloreszenz angehört hatte, als I und II vermutlich zusammen bildeten. — Die in Alkohol konservierten und geschwärzten Blütenstände eigneten sich zur Untersuchung schlechter als frisches Material. Die Form bleibt zwar anscheinend besser erhalten als bei Formolkonservierung, doch werden so die feinen Spuren des Druckes der benachbarten Teile verwischt; zudem erschwert die dunkle Farbe die Untersuchung wesentlich. Bemerkenswert ist, daß auch hier wie bei *Ensete I* und *II* der Alkohol trotz etwa achtmonatigen Aufbewahrens der Infloreszenzen in dieser Flüssigkeit nicht durch die Brakteen zu der Vegetationsspitze zu gelangen vermochte, sodaß die inneren Teile ihre ursprüngliche Farbe, d. h. das Gelbweiß im Dunkeln wachsender Organe behielten. Immerhin hat der feste Abschluß nach außen die Zersetzung nicht gehemmt. Die jüngsten Teile waren zu einer halbbreiigen Masse geworden, in der zum Teil nicht einmal mehr die Zahl der einzelnen Blüten zu erkennen war, sodaß eine genaue Untersuchung der Primordien unmöglich wurde.

In diesem Jahr konnte ich auch an einer als *M. sapientum* bezeichneten Banane im Palmenhaus des botanischen Gartens der Universität Zürich (Dir. Prof. Dr. H. Schinz) einige Feststellungen machen und einzelne Blüten untersuchen. Die Pflanze steht seit mehr als 17 Jahren im Palmenbeet, treibt reichlich Ausläufer und blühte wiederholt in längeren Zwischenräumen. Über ihre Herkunft ist leider gar nichts bekannt. Nach Bakers Synopsis und Schumanns Monographie handelt es sich wohl um *Musa paradisiaca*[1]) L. subsp. *seminifera* (Lour) Bak. var. *pruinosa* King (Fig. 10), wiewohl die nicht bestäubte, im abge-

[1]) Besonders die hochgradige Verwachsung im mehrblättrigen Hüllteil veranlaßten mich, die Zugehörigkeit dieser Pflanze auch zu andern Arten zu prüfen. Es kommt hier in Betracht *M. Bakeri* mit äußerst ähnlicher Infloreszenz. Doch zeigen frische Blüten der Zürcherpflanze keine Andeutung von Hornbildung etc. Anderseits ist eine ähnlich hochgradige Verwachsung am mehrblättrigen Hüllteil, z. B. in *Plantae selectae* von Ehret, Trew und Haid, Tab. XX (= *M. paradisiaca* nach Schumann) abgebildet, sodaß die Artbestimmung wohl richtig ist. Auch die merkwürdige *Musa Hilii* steht hierin nicht hinter ihr zurück. Die auffallende Brakteenfärbung kommt aber noch andern Varietäten von *paradisiaca* zu (s. Trew und var. *oleracea* etc.).

schlossenen Warmhaus stehende Pflanze [Gesamthöhe bis Infloreszenzende, der Krümmung nach gemessen (!) 5 m], keine Samen brachte und die Früchte möglicherweise überhaupt nicht ausreiften. Ich zitiere sie als **M. paradisiaca** subsp. (Zürich).

Sie zeigt im Blatt (Fig. 10a) und Stamm durchaus den Typus von *M. paradisiaca* (subsp. *normalis*), resp. *(paradisiaca* subsp.) *sapientum*. Die Blätter sind unterseits schwach bläulich bereift, ebenso der Blattsiel. Der Blattgrund ist symmetrisch abgerundet, seltener schwach herzförmig, oder es ist — in auffallendem Gegensatz zum sonstigen Verhalten — die rechte Hälfte (vom Beschauer aus gesprochen, bei an den Scheinstamm angelegtem Blatt) ganz schwach tiefer gezogen. Verkehrter Verlauf der Grundspirale scheint aber nicht vorhanden, soweit der

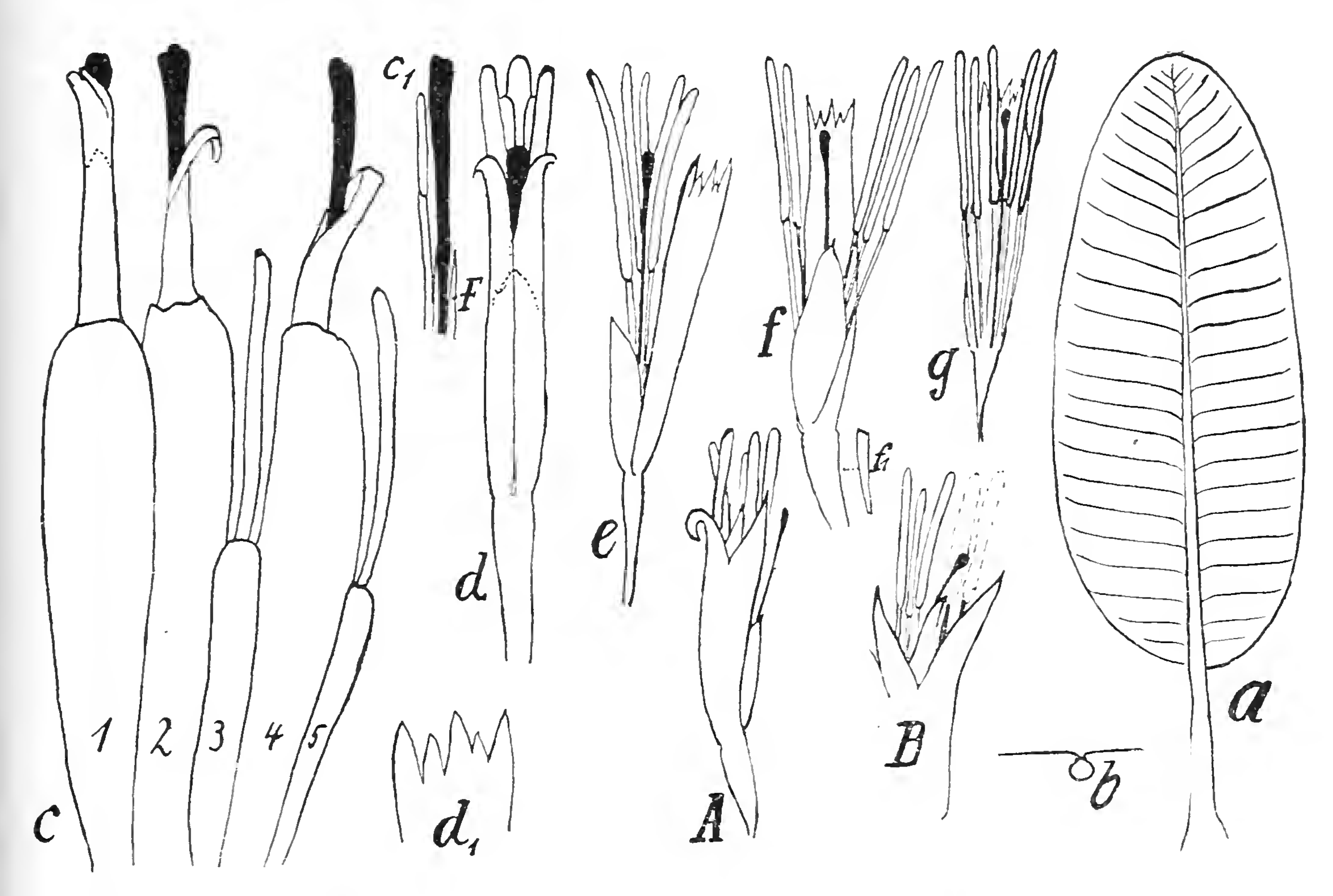



Fig. 10. *a—g*: *M. paradisiaca* subsp. Zürich. *A—B*: *M. (paradisiaca* subsp.) *sapientum* (Herb. Regel). Alle Blüten und Blütenteile in $^4/_5$ nat. Gr.

*a* Blatt von unten mit Schema des Verlaufes der Seitenadern. *b* Blattquerschnitt. *c* 1. Blütenschar, Anfang Herbst 1911, nach stark zersetztem Material, von innen. $c_1$ Sexualblätter von Blüte 1. *d* Nichtfruchtende Blüte vom Nov. 1911 nach den Maßen rekonstruiert. *e* dito vom 25. Nov. 1911, nach getrocknetem Material. *f* dito vom 24. Aug. 1912, nach getrocknetem Material, ergänzt nach den Maßen frischer Blüten. *g* dito vom 28. Sept. 1912, nach trockenem Material. — *A* u. *B* nach getrocknetem Material, unter Rekonstruktion der Lage der Organe: *A* normale Blüte mit hochgradiger Verwachsung. *B* Teile einer abnormen Blüte mit tiefer Spaltung des mehrblättrigen Hüllteiles. — Griffel stets ganz schwarz gezeichnet. *F* Filamentreste. $d_1$ Ende des mehrblätterigen Hüllteiles von *d*. $f_1$ der Fruchtknoten von *f* eingetrocknet.

welke Scheinstamm ein Urteil erlaubt. Die Ränder der Blattspreite sind schwach gebogen, nicht gerade und daher auch nicht parallel. (Bei ganz kleinem Blatt ist die Biegung eine sehr starke, bei den größten Blättern wird sie sehr klein.) Die größte Breite befindet sich ungefähr in der Mitte der Blattspreite. Die Gesamt-

form ist also elliptisch bis schwach eiförmig. Länge und Breite verhalten sich ungefähr wie ($2^1/_4$—$3^1/_2$) : 1. Wie immer, nimmt die Blattgröße von unten nach oben zu (von den Übergangsblättern ist natürlich hierbei abzusehen). Ebenso ist die Länge der obern Blätter im Vergleich zur Breite etwas größer als bei den untern und ältern Blättern, wie dies ja auch bei andern Bananen der Fall ist. Das längste erreichbare Blatt maß 1 Meter in der Länge, ein noch höheres dürfte ca. 1,20 m oder etwas mehr messen. Das oberste Blatt, das vor einiger Zeit entfernt werden mußte, maß ca. 1,75 m in die Länge und ca 50 cm in die Breite (und zeigte fast parallele Ränder). Die Länge des Blattstieles beträgt ca. $^1/_3$ der Länge der Blattspreite. Die unteren (proximalen) Seitennerven stehen fast senkrecht auf dem Mittelnerven, die obersten bilden mit ihm einen Winkel von ca. 45$^0$, der nach der Blattspitze offen ist. Das beste Kennzeichen dieser Pflanze gegenüber einer später zu besprechenden, danebenstehenden, die früher als mit ihr identisch betrachtet wurde, ist bei dem sehr ähnlichen Habitus und der mit dem Wachstum gesetzmäßig schwankenden Blattausbildung das, daß die freien Ränder des Blattstieles (und ähnlich die in die Blattfläche übergehenden Ränder des Mittelnervs der Blattspreite) sich bei dieser Art dicht aneinanderlegen, so daß die über dem (Mittelnerv und) Stiel der Bananenblätter verlaufende Rinne hier geschlossen (Fig. 10 b), resp. ohne Gewalt nicht sichtbar ist. Der Scheinstamm (vom Boden bis zur Stelle, wo das oberste der großen Blätter abzweigt, gemessen) hat eine Länge von ca. 3.70 m. Sein Durchmesser betrug am Boden 16 cm, in 1 m Höhe noch 10 cm. Die Zahl der alten Scheidenreste, die den unteren Teil des Scheinstammes bilden, ist offensichtlich eine kleinere als bei *Ensete* (nicht unter 15), womit wohl auch sein schlanker Bau zusammenhängt. Die Scheidenreste zeigen keine Spur von Rötung, sondern sind bräunlichgrau etc. und zeigen Tendenz zum Zerfall in lange Fasern.

Die weit herunterhängende Infloreszenz (wie Fig. 5 c) mißt von der untersten Frucht bis zum obersten Ende reichlich 1.20 m, ohne noch das Wachstumsende erreicht zu haben (nach 17 monatiger Blütezeit!). Die Früchte waren in der ersten Schar 5,8—6,5 cm lang und bildeten zwei undeutliche Reihen. Neben ihnen fanden sich als Blüte 3 und 5 noch zwei kleinere Blüten mit rudimentärem Fruchtknoten (s. Fig. 10 c) von nur 3,7 und 3,1 cm Fruchtknotenlänge. Auch die nächstfolgende um 3 cm höher inserierte Schar zeigte noch Fruchtblüten. Doch konnte Zahl und Länge bisher nicht festgestellt werden. Die Früchte zeigten gegenseitige Abflachung durch Druck. Charakteristischer Weise bleiben alle epithalamen Teile an der Frucht und welken mit ihr. Die Brakteen der Fruchtscharen waren im Gegensatz zu denen der folgenden Scharen abgefallen. — Die erste nichtfruchtende Schar fand ich $1^1/_2$ cm über der vorhergehenden. Ihre Blüten zeigen ein Podium (fehlt den Fruchtblüten und späteren nichtfruchtenden Blüten?). Die folgenden Scharen zeigen nur ein Internodium von je 1 cm, später nur von $^1/_2$ cm und weniger. Die Brakteen waren nur

am unteren Ende auf eine Länge von ca. 30 cm persistent und maßen ganz welk 15 cm in die Länge und ausgebreitet ca. 7 cm in die Breite. Auch ihre Blüten sind noch — wenigstens teilweise — an der Achse. Im folgenden Teil fielen Brakteen und Blüten ab, nachdem sie freilich z. T. lange welk an der Achse gehangen hatten, so daß der Anblick der Infloreszenz im Laufe der Zeit in diesem systematisch wichtigen Merkmal ebenfalls wechselt. Erst gegen das Ende zu fallen zuerst die frischen Blüten, dann auch die Brakteen ab. Die Infloreszenzkolbenlänge betrug nach wenigstens 6 Monate langer Blütezeit immer noch ca. 20 cm. Die Länge frischer Brakteen nichtfruchtender Scharen betrug an der schon ziemlich alten Infloreszenz 17 $^1/_2$ cm. Ihre größte Breite findet sich etwas unterhalb der Mitte und beträgt 8 $^1/_2$ cm; mehr als $^1/_4$ Jahr später (bei nur sehr geringem Wachstum der Infloreszenz) waren die Maße 12 $^1/_2$ und 5 $^1/_2$ cm bei einer Kolbenlänge von 14 $^1/_2$ cm. Die Brakteen sind saftig, Oberfläche und Inneres dunkel violettrot bis violettpurpurn, die Außenseite ist mit einer dicken blauen Wachsschicht überzogen.

Die zuerst untersuchten nichtfruchtenden Blüten zeigten relativ gute Übereinstimmung mit einigen als „**M. sapientum** Herb. Regel Hg $^{35}/_7$" (d. h. Horto Goettingensi 1835. Juli) (Fig. 10 a) bezeichneten isolierten Bananenblüten im Herbarium generale der Eidg. Technischen Hochschule. — Die Fruchtknoten sind 20 mm lang, oben 4—5, unten 2 mm breit. Die Länge des mehrblättrigen Hüllteils betrug ca. 41—43 mm, die des medianen Kronenblatts 27—29 mm, die des Griffels nur 39, die der Staubblätter dagegen 47—51 mm, bei stets 23—24 mm langer Anthere. Die Spitzen der letztern überragen die andern Blütenteile. Griffel ca. 1 mm dick, an der Narbe 2 mm. Filamente der äußern Staubblätter 2 $^1/_2$, der innern 1 $^1/_2$ mm breit. Medianes Kronblatt 15 mm breit. Honig reichlich, süß, ohne Nachgeschmack. Pollen weiß, ca. $^1/_{12}$ mm Durchmesser, Fruchtknoten und mehrblättriger Hüllteil rötlich, letzterer aber im oberen Drittel gelb wie die Antheren, Filament weiß. Einige Zeit später zeigten die Blüten schon deutliche Reduktionen, am wenigsten das mediane Kronblatt, das noch 22—23 mm maß mit 1 mm langer Spitze und ca. 16 mm Breite). Länge des mehrblätterigen Hüllteils 37 mm. Antherenlänge 20 mm, Filamentlänge 24 mm. Griffel 32—34 mm lang, nach oben sehr verjüngt. Die freien Teile des Kelchblattes zeigten auffallenderweise nur noch 4 $^1/_2$ mm Länge, im Gegensatz zu den erst untersuchten, wo der freie Teil ca. $^1/_5$ der Länge des äußeren Hüllteiles erreicht hatte. Nach Verlauf eines weiteren Monats war die Reduktion noch weiter vorgeschritten, wieder relativ weit stärker als am Tragblatt. Es betrug die Griffellänge 30, Fruchtknotenlänge 10 (bei starker Breitenreduktion), Staubblätter 38, Antherenlänge 18, Länge des mehrblätterigen Hüllteiles 33 mm, wovon nur noch ca. 3 mm auf die freien Kelchteile fielen. — Besonders auffallend war neben dieser Zunahme in der Verwachsungsintensität eine Änderung der Brakteenstellung, indem aus der üblichen Dreierzeile kreuzgegenständige Stellung wurde, die nun wieder in eine

noch einfachere überzugehen scheint! Zudem waren die Blütenscharen schon lange einreihig geworden und enthielten nur noch 2—3 Blüten.

Schon Ende Dezember 1909 hatte mir Herr Prof. Schröter

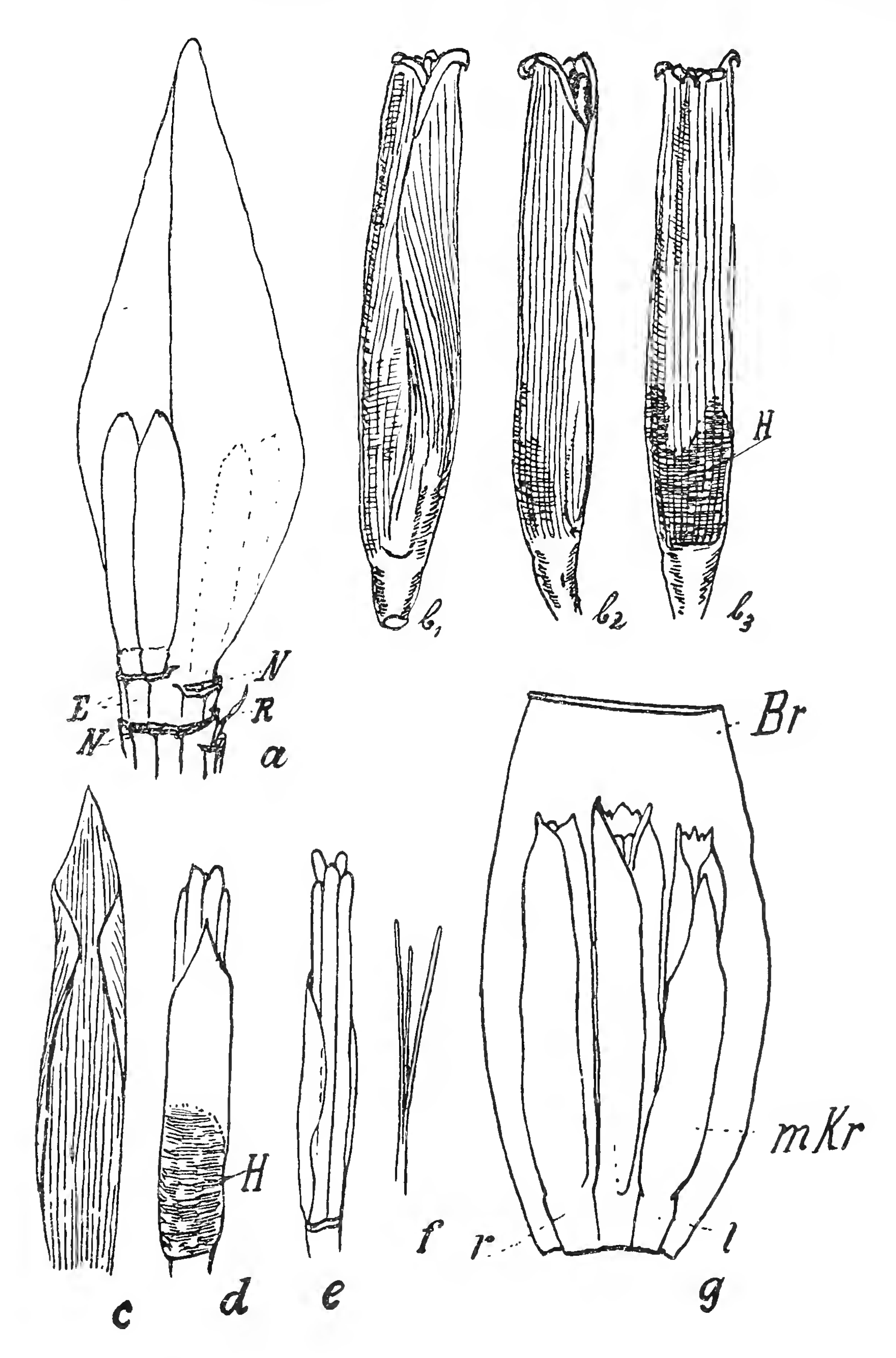



Fig. 11. *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) I. Infloreszenz.

*a* Infloreszenzknospe mit Blütenknospen, Blütenrudiment (*R*), Blüten- u. Brakteennarben (*N*) und Eindrücken der Blüten an der Infloreszenzachse (*E*), $^5/_6$ nat. Gr. *b* Nichtfruchtende Blüten: $b_1$ von hinten, $b_2$ von der Seite, $b_3$ von vorn, $1^1/_4$ nat. Gr. *c* Medianes Kronblatt von innen, $1^1/_4$ nat. Gr. *d* Blüte ohne verwachsenblätterigen Hüllteil, von hinten, mit durchscheinendem Honig (*H*), $^5/_6$ nat. Gr. *e* dito, etwas von der Seite. *f* Griffel von hinten, $^5/_6$ nat. Gr. *g* Blütenschar 68 mit $^2/_3$ des Tragblattes, von hinten. *r* rechte, *l* linke Blüte, $^1/_1$ nat. Gr.

eine Infloreszenz (Fig. 11) von der obenerwähnten Bananengruppe im Palmenhaus übergeben. Eine zweite große Infloreszenz gleicher

Art (Fig. 12)[1]) von einem anderen Schößling übersandte mir Herr Prof. Dr. H. Schinz auf meine Bitte gegen Ende Februar 1910. Die Untersuchung ergab zur nicht geringen Überraschung, daß es sich dabei im Gegensatz zur vorhin erwähnten nicht um *Eumuseen*,

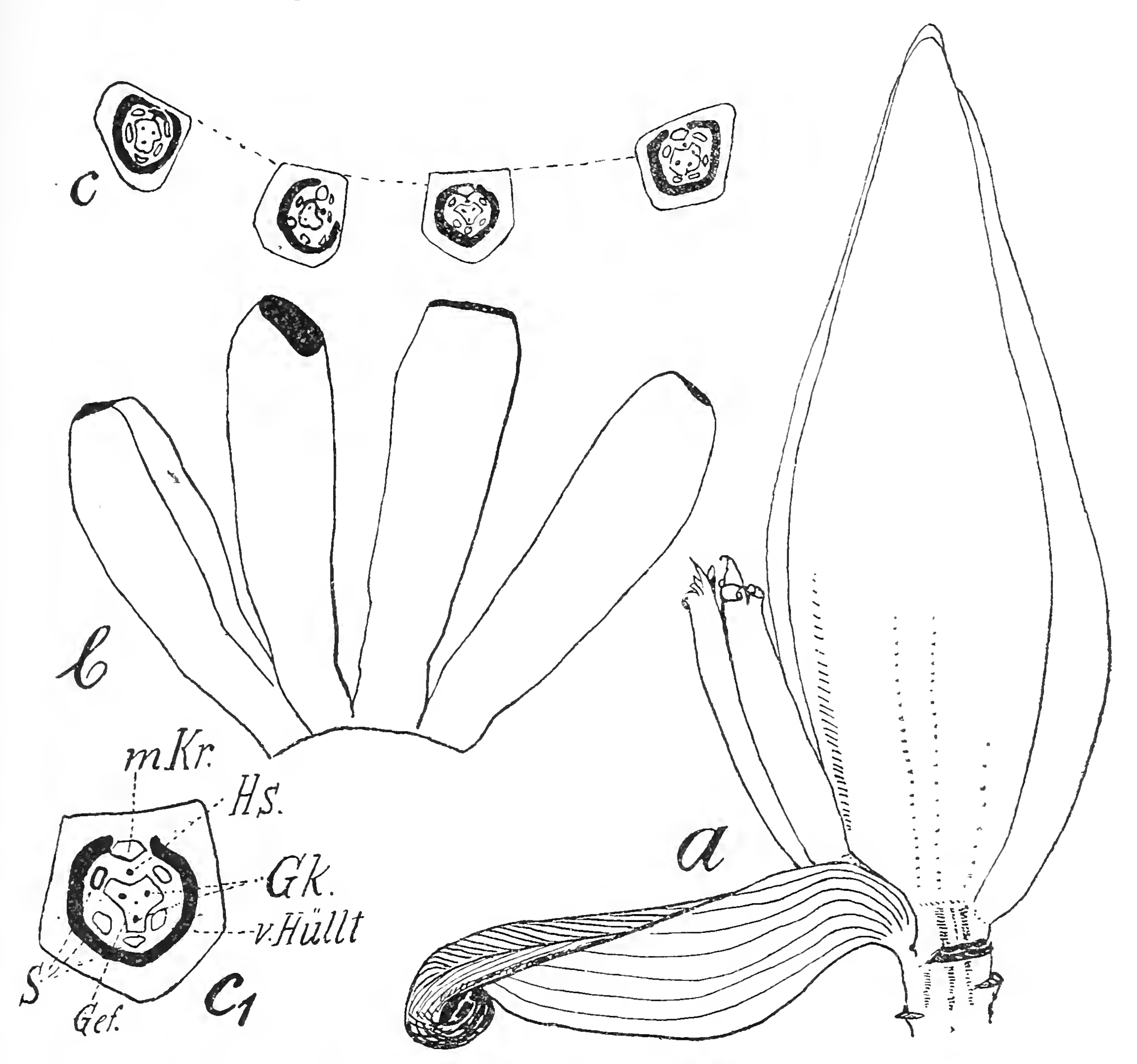



Fig. 12. *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) II. Infl.
*a* Infloreszenzkolben mit abfallendem, eingerolltem Tragblatt und geöffneten nichtfruchtenden Blüten. An Achse und geschlossenen Brakteen sind die Eindrücke von Blüten sichtbar, 5/6 nat. Gr. *b* Früchte aus Schar IV von außen, 5/6 nat. Gr. *c* Blütenboden derselben Früchte in natürlicher Stellung mit den Narben der epithalamen Blatteile, 5/6 nat. Gr. *c* dito, vergrößert, zur Erklärung von *c*. *Gef.* Gefäßspuren im Griffel, *Gk.* Griffelkanal, *Hs.* Honigspalte, *m.Kr.* medianes Kronblatt, *S.* Staubblätter, *v.Hüllt.* verwachsenblätteriger Hüllteil.

sondern um *Rhodochlamydeen*[2]) handelte, so daß also die scheinbar einheitliche Gruppe nicht nur zwei Arten, sondern Vertreter zweier

[1]) Infloreszenz und rechte Hälfte von Fig. 5 a stellen die Infl. I, resp. den Habitus dieser Pflanze dar. Fig. 5 b gibt Infl. II wieder. Die spezifischen Besonderheiten des Laubblattes sind dabei nicht berücksichtigt.

[2]) Der Name ist leider sehr irreführend. Die Blütenhülle — und das wird ja sonst mit „Chlamys" bezeichnet — ist bei diesem Subgenus nie rot, sondern stets gelb, resp. grünlichgelb oder weißlich. Dagegen zeigen die Tragblätter fast stets irgend eine auffallende Nuance von Rot und sind deshalb für das Subgenus recht charakteristisch. Bei den anderen Bananen sind sie grün oder unscheinbar trübrot mit sehr wenigen Ausnahmen.

Subgenera umfaßt. Die Infloreszenzen und Pflanzen stimmten aber mit keiner Beschreibung — weder von Schumann noch von Baker überein und erst recht nicht mit ausführlichen Originalbeschreibungen, so daß eine sichere Bestimmung der Art bisher unmöglich war. Der Gedanke, es könnte sich um eine noch unbekannte Art handeln, hat trotzdem wenig Wahrscheinlichkeit in sich, da einerseits ein und dieselbe Infloreszenz im Laufe der Zeit in einem wichtigen systematischen Merkmal (Farbe der Brakteen) in auffallendem Maße (von weinrot bis weiß) variierte und die Laubblätter bei genauer Beobachtung eine Andeutung eines entsprechenden Farbwechsels (erste Laubblätter hie und da unterseits mit rötlichen Stellen, später keine Rotfärbung) zeigen. Ferner zeichnen sich die Blüten durch eine Reihe sonst seltener oder überhaupt nicht zu findender Abnormitäten aus, wie Reduktion der Zahl der Organe, Synanthien, und vor allem Stellung wenigstens eines, seltener aller Kronblätter mit einer Seite oder ganz außerhalb der Kelchblätter und Verharren des Griffels der nichtfruchtenden Blüte auf einer ontogenetisch frühen Stufe, wie sie sonst bei der fertigen Bananenblüte meines Wissens nie konstatiert wurde. Anderseits ist die große Reaktionsfähigkeit der Bananen auf äußere Einflüsse, sei es mit oder ohne Zutun des Menschen (siehe die zahlreichen Angaben von Sagot u. a., auch Crüger) bekannt. In diesem Sinne ist auch zu beachten, daß z. B. die Griffelform normalerweise variiert, und daß er nach Wittmack bei sehr alten Infloreszenzen von *M. Ensete* ebenfalls starke Verkümmerung zeigt, wenn auch in etwas anderer Weise. Auch die Änderungen an der eben beschriebenen, daneben wachsenden *M. parad.* subsp. Zürich sind in diesem Zusammenhange sehr bemerkenswert. Ich bin daher der Ansicht, daß die gegenwärtigen Wachstumsverhältnisse die Pflanze außerordentlich stark beeinflußten und zwar leider gerade bei systematisch verwerteten Merkmalen. Die sorgfältige Beobachtung der Pflanze, vor allem späterer Infloreszenzen, dürfte wohl auf den richtigen Weg führen. Ich nenne die Pflanzen bis auf weiteres **Zürcher Rhodochlamydeen, resp. Zürcherbanane** und füge eine ausführlichere Beschreibung später an.

Ich vermute immerhin, nachdem ich alle mir erreichbaren Originalbeschreibungen von *Rhodochlamydeen* mehrfach wegen dieser Pflanze durchgesehen habe, daß es sich um *Musa rosacea* handle. Die Pflanze zeigt nicht nur ihre Gesamtproportionen und die für die Bananen seltene Form des Öffnens der Brakteen durch Aufrollen der Spitze (Fig. 12a), ähnlich wie bei gefüllten Rosen (daher — und nicht von der Farbe — soll der Name *rosacea* genommen worden sein!), sondern sie zeigt vor allem eine ganz frappante Asymmetrie des Blattgrundes, die sehr derjenigen in der Abb. von *M. rosacea* in the botanical Register IX, 1823, t. 706 gleicht. (Leider fehlen überall entsprechende Notizen, wie überhaupt das Blatt, vielleicht wegen den schon erwähnten Änderungen im Wachstum, viel zu wenig systematisch verwertet wurde.) Freilich ist in der Abbildung die Asymmetrie nicht so gesetzmäßig. Auch das für das bot.

Reg. benutzte Exemplar blühte übrigens im Winter. Gegen die Zugehörigkeit zu dieser Art sprechen freilich die absoluten Dimensionen der Zürcherpflanze. Da aber einerseits die Bananen, besonders aber auch die kultivierten, große Differenzen zeigen sowohl in Stamm- als Blattdimensionen und da die Beschreibungen von *M. rosacea* sich in erster Linie auf kultivierte Exemplare beziehen — sie ist ja eine der zuerst in Europa eingeführten — so ist nicht ausgeschlossen, daß die Dimensionen eben zu klein angegeben sind, resp. daß das Zürcher Exemplar, das in einem großen Beet und nicht im Topf steht und seit, wie gesagt, unbekannten Zeiten ungestört wächst, dem ursprünglichen Zustand hierin näher kommt als es üblich ist.

Nahe liegt es auch, an *M. sumatrana* mit ihren für eine *Rhodochlamydee* gewaltigen Blättern zu denken, zumal dieselben ebenfalls den so auffallenden asymmetrischen Blattgrund haben. Ja derselbe tritt, wie ein junges, noch nicht einen Meter hohes, im Topf gezogenes Exemplar hier zeigt, bei ihr sogar früher auf, als bei der in Frage stehenden Form. *M. sumatrana*, die freilich wesentlich kühler gestellt ist, zeigt nun aber ausgesprochene Rotfärbung und dürfte also schon deswegen eine andere Art darstellen, ganz abgesehen von den gestielten Früchten, dem relativ kurzen Blattstiel der Beschreibungen etc., die mit den betreffenden Teilen der in Frage stehenden Pflanze durchaus nicht stimmen. Solange mir die Veränderlichkeit der Pflanze und der Banane überhaupt weniger bekannt war, glaubte ich auf Grund von Schumanns Beschreibung im Zürcher Exemplar *M. violascens* erkennen zu müssen. Die Originalbeschreibung schließt diese Zuteilung aber aus (nichtfruchtende Blüten weiß, hier dottergelb, Infloreszenzachse „lanugine fulva tecta", hier durchaus nackt etc.). *M. Manii*, die mit Pollen von *M. rosacea* nach Watson (nach Bot. Mag. 7311) reife Früchte, aber ohne keimfähige Samen bringt, zeigt eine besonders große Übereinstimmung mit der in Frage stehenden Pflanze. Ich sehe sie aber doch als durchaus verschieden an wegen der relativ großen Länge (= $^5/_4$ Scheinstammhöhe) der hängenden Blattspreite, die zudem etwa 4mal so lang ist als der Stiel. Die übrigen Arten fallen trotz z. T. großer Ähnlichkeit wegen der ganz abweichenden Brakteen- oder Blütenfarbe oder -dimensionen außer Betracht.

Scheint auch bei dieser Prüfung nur *M. rosacea* in Betracht zu kommen, da alle andern Arten in konstanteren Merkmalen als es die absoluten Maße sind, mehr abweichen, so muß doch noch einmal betont werden, daß die *Zürcher Rhodochlamydee* auch in manchem von den Diagnosen von *M. rosacea* abweicht, so sehr abweicht, daß es z. B. bei Benutzung von Schumann von vorn herein ausgeschlossen erscheint, daß sie zu *rosacea* gehört. Schumann gibt nämlich im Schlüssel als einziges Merkmal: folia subtus rubra. Von solcher Färbung war aber nur bei ganz jungen Blättern und auch nur kurze Zeit ein recht schwacher Schimmer zu bemerken. Der Blattnerv freilich zeigte in der proximalen Hälfte unterseits deutliche Rotfärbung. Die später zu besprechende Veränderung der Brakteenfarbe (Wechsel von Rot bis Weiß und wieder zu Rot) an einer und derselben Infloreszenz in demselben Winter dürfte aber darauf hinweisen, daß auf dieses Merkmal weniger Wert gelegt werden darf, als es gewöhnlich geschieht. Eben daraufhin weist die ebenfalls inkonstante Rotfärbung nicht nur der Brakteen, sondern auch der Laubblätter anderer Arten; so zeigt z. B. *M. Ensete* oft auch an der Mittelrippe keine

Spur derselben, sowohl an ganzen Individuen als an einzelnen Blättern sonst gefärbter Exemplare!

Wegen der Unsicherheit der Artbestimmung lasse ich eine ausführliche Beschreibung folgen. Zum Vergleiche füge ich gelegentlich die Proportionen, resp. absoluten Maße für *M. rosacea* an. Als Grundlage dient mir dabei in erster Linie die erwähnte Abbildung im bot. Reg., IV. 1823 t. 706. Eine Zeichnung gibt eben über manches besser Aufschluß als eine Beschreibung, besonders, wenn sie so kurz sind, wie es bei den Bananen meist der Fall ist und die Variation gar nicht berücksichtigen.

Die Totalhöhe des größten Exemplars, vom Boden bis zur Infloreszenzspitze — im oberen Teil der Krümmung nach gemessen — betrug wenigstens 4,5 m. Die Spitze befand sich dabei wenigstens 4 m über dem Boden (genaue Messungen sind nicht möglich gewesen, da wegen der umstehenden Pflanzen die Leiter nicht entsprechend gestellt werden konnte). Bei dem größten jetzigen, aber noch nicht blühenden Stöcken hat der ganz aufrechte Scheinstamm (vom Boden bis zur Stelle, wo die Stiele der scheinbar obersten, aber nahe am Boden inserierten Blätter nach außen abzustehen beginnen) eine Höhe von 2,4 m bei einem Basisdurchmesser von 14 cm am Boden und ca. 7,5 cm in 1 m Höhe. Den unteren Teil des Scheinstammes bilden 6 eng anliegende Scheiden, z. T. mit Blattstielresten. Sie sind in frischem Zustande grün und teilweise trübrot überlaufen, in welkem Zustande zeigen sich lange grobe Fasern. Der obere Teil des Scheinstammes trägt eine Krone von 7 Blättern, die ziemlich dicht beisammen beginnen. Die Stiele werden um so länger, je weiter innen, resp. scheinbar oben das Blatt steht. (Das innerste noch nicht ausgewachsene Blatt macht jeweils eine Ausnahme, so lange es nicht ausgewachsen ist.) Am jetzigen besten Exemplar fand ich für Spreitenlänge, -breite und Stiellänge an drei größten Blättern die Zahlen 150 : 36 : 60 cm, resp. 169 : 35 : 70 cm, resp. 180 : 45 : 80 cm. An einem blühenden Exemplar, das aber nicht genau vermessen werden konnte, fanden sich Blätter von wohl sicher 2 m Länge und 50 cm Breite. Es verhält sich also Blattspreitenlänge : größte Breite : Stiellänge wie ca. (4—5) : 1 : (1,7—2), wobei die Länge des Stieles gleich $^2/_5$ der Blattspreite beträgt. Erst bei wesentlich jüngeren Blättern (Spreitenlänge ca. 50 cm oder weniger) ändern sich die Proportionen wesentlich mit Ausnahme der Stiellänge, die schon früher stärker sinkt. Blätter von 52, 33 und 16 cm Spreitenlänge zeigen, z. B. noch Proportionen von 3,9 : 1 : 1,3 resp. 3,6 : 1 : 0,8 resp. 3,55 : 1 : $^2/_3$. Es nehmen also nach oben (resp. mit dem Alter?) Spreiten- und Stiellänge stärker zu als die Spreitenbreite. Die Spreite zeigt, wie meist bei den Bananen, Asymmetrie, insofern als auch hier die eine Hälfte breiter ist, und zwar ist die linke Hälfte schon bei nur ca. 20 cm langen Blättern bis 1 cm breiter. Die größte Differenz, die ich fand, betrug 3 cm, meist beträgt sie aber nur $1^1/_2$ cm. Die Maximalbreiten der beiden Hälften sind übrigens auch nicht in gleicher Höhe. Links ist sie dem Blattgrunde näher (ca. in $^1/_3$ der Spreitenlänge, rechts liegt sie distaler, etwas vor

der Mitte, Fig. 13a). Die Blattspirale läuft von rechts über die Mitte vorn nach links, also im Sinne des Uhrzeigers, sodaß diese Asymmetrie wie bei den Kannazeen hierin eine einfache Erklärung findet, indem der rechte Teil eines Blattes vom linken des nächstältern selbstverständlich mehr gehemmt wird als der linke Teil des betreffenden Blattes von einem jüngeren Blatte gehemmt werden kann. Die ersten resp. älteren Blätter (Fig. 13b), die sich freier, nicht im geschlossenen Scheinstamm entwickeln, sind wohl auch deswegen symmetrischer. Sie zeigen ferner eine gleichmäßige Verjüngung nach der Basis, wie dies für die *Physokaulideen* die Regel ist. Bei 70 cm Spreitenlänge erst fand ich insofern eine Abweichung hiervon, als die Basis der linken Spreite 2 cm breiter war. Erst bei ca. 90 cm langer Spreite (freilich wie der relativ kurze Stiel zeigte, an einem nicht ausgewachsenen Blatte)

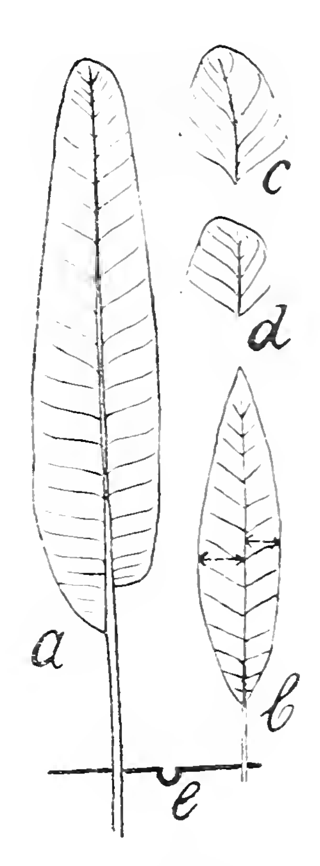



Fig. 13. *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*).
*a* Blatt von ca. 1 m Länge. *b* Blatt von 42 cm Spreitenlänge. *c* u. *d* Spreitenenden, alle 4 von der Unterseite gesehen mit Einzeichnung der Richtung der Seitennerven. *e* Blattquerschnitt.

reichte die linke Spreite tiefer (um 2 cm). Beim fertigen Blatt reicht sie durchschnittlich 7 cm tiefer. Die Asymmetrie ist umso auffallender, als in der unteren Spreitenhälfte die Ränder fast parallel laufen, d. h. nur wenig nach der Basis konvergieren (Fig. 13a). Der rechte Rand biegt dann plötzlich um, und erreicht sehr rasch die Mittelrippe. Der Rand der linken Spreite verläuft noch etwas weiter geradeaus und wendet sich dann in gleichmäßiger Krümmung resp. unter einem Winkel von ca. 45° dem Blattstiel zu. Diese Asymmetrie des Blattgrundes war übrigens schon längere Zeit Herrn Obergärtner Brütsch aufgefallen, der daraufhin auch die Vermutung aufbaute, die Exemplare des Palmenhauses dürften 2 verschiedenen Arten angehören. *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) besitzt nämlich fast streng symme-

trischen und fast halbkreisförmigen Blattgrund (Fig 10a). Ein vielleicht noch vereinzelteres Verhalten (die Asymmetrie des Blattgrundes zeigen auch *M. sumatrana* und *M. basjoo*) ist die Asymmetrie der Blattspitze bei der großen *Zürcher Rhodochlamydee*. Auch sie findet sich erst bei Blättern von wenigstens ca. $^1/_2$ m Länge. Die Spitze erscheint abgestoßen. Das Ende des Mittelnerven wendet sich oft nach links (Fig. 13c), also wieder nach der Seite, wo die jüngeren Organe stehen und von der Seite weg, wo ältere Organe das Wachstum hemmen durch Vorwegnehmen des Raumes! Die letzten Seitennerven sind infolgedessen nicht mehr symmetrisch zum Mittelnerven gelagert, links bilden sie einen spitzen, rechts einen stumpfen Winkel mit ihr. Seltener scheint die Mittelrippe gerade zu bleiben bis ans Ende (Fig. 13d); dann bilden die Seitenrippen rechts den kleineren Winkel und ihre Enden sind der Mittelrippe besonders auffallend zugebogen. Die Seitenrippen links stehen dagegen stark seitlich ab (ca. 60°) und ihre Enden sind der Mittelrippe nicht zugebogen. Die ganze linke Spreite verlängert sich über das Ende der Mittelrippe hinaus, während die rechte Spreitenhälfte zurückbleibt. Das Ende scheint also schräg abgeschnitten, und zwar wieder unter dem Einfluß desselben mechanischen Gesetzes wie sonst. Im übrigen sind die Seitennerven symmetrisch angeordnet, zeigen aber nach Blatteil und Blattstellung gesetzmäßige Verschiedenheiten. Beim jüngeren resp. unteren Blatt (Fig. 13b) erinnern sie an den bei den *Physokaulideen* allgemeinen Typus (dasselbe ist übrigens auch der Fall für *M. sumatrana* und *sanguinea* nach den hiesigen jüngeren Exemplaren. Nach Abbildungen zu urteilen, findet sich diese Eigentümlichkeit auch bei anderen Arten): die Seitennerven gehen unter ziemlich spitzen Winkeln von der Mittelrippe ab, immerhin so, daß der Winkel größer ist an der Basis der Spreite als an ihrer Spitze und in der Gegend der größten Breite wieder größer als an der Basis, d. h. er nimmt ungefähr mit der Blattbreite zu. An den großen letzten Laubblättern (Fig. 13a) sind die Winkel ausnahmslos viel stumpfer und nähern sich an der Basis immer mehr einem Rechten. Sie sind also nur am distalen Spreitenende ziemlich spitz, dagegen ziemlich gleich (ca. 70°) auf dem größten Teil der Spreite und fast 1 R an der Basis. Da, wie schon mitgeteilt, das basale Ende anfangs ebenso zugespitzt ist wie das distale, also hier offenbar das nachträgliche Wachstum stärker ist als in der Spreitenmitte, die ja schließlich nur noch wenig breiter wird, ergibt sich als Gesamteindruck, daß der Winkel bedingt sei von der Wachstumsintensität resp. durch die Hauptwachstumsrichtung jeder einzelnen Stelle.

Die Abbildungen im Bot. Reg. zeigen, wie erwähnt, dieselbe Asymmetrie des Blattgrundes, es stimmt auch der Einzelverlauf der linken und rechten Seite, abgesehen davon, daß die Blätter und auch der Blattgrund gestreckter gezeichnet sind, was ja wohl auf Kosten der notwendigen perspektivischen Verkürzung gesetzt werden darf. Wie bei den Zürcherexemplaren sind die Ränder im proximalen Teil fast parallel und ungefähr von der Mitte ab schwach konvergent, sodaß nahe der Spitze die Breite noch ca. $^1/_2$ so groß ist

als in der Mitte. Für Blattdimensionen ergibt sich — auf dem Papier gemessen — als Verhältnis von Länge zu Breite max. 7 : 1, was unter Berücksichtigung der perspektivischen Verhältnisse etwa (5—6) : 1 ergibt. Schumann führt an: folia lineari-oblonga metralia vix 30 cm lata; ähnlich Baker, sodaß die konstatierten Proportionen zwischen den Angaben beider und den ungefähren Werten der Zeichnung stehen. Die Stiellänge beträgt in der Zeichnung $^4/_7$ der Spreitenlänge, ist also größer als an den Zücherexemplaren. Die zitierten Autoren begnügen sich mit dem Ausdruck „lang". Im Gegensatz zu den Abbildungen anderer Arten stimmt das Verhältnis von Blattspreitenlänge zu Scheinstammhöhe nahe überein. Es beträgt ungefähr $1 : 1^1/_2$. Der abgebildete Stamm zeigt ferner eine Krone von 5 (Zürcherexemplar 4—7) Blättern und ebenfalls nur wenige Scheiden am Scheinstamm.

Die Blätter waren schwach bläulich bereift, nur die basale Hälfte des Mittelnerves auf der Unterseite war rötlich gefärbt. An den ersten Blättern zeigt sich ausnahmsweise und vorübergehend eine ganz schwache Rotfärbung der Unterseite der Spreite, die manchmal noch deutlicher war am Spreitenrande. Der Mittelnerv bildet eine tiefe, aber in der ganzen Spreitenlänge offene Rinne an Blättern aller Stadien (Fig. 14e) im Gegensatz zur danebenstehenden *M. paradisiaca* subsp. (Zürich). (Fig. 10b.)

Die Zugehörigkeit der fraglichen Zürcherbanane zu den *Rhodochlamydeen* ergibt sich nach den bisherigen Diagnosen ohne weiteres daraus, daß alle ihre Blütenscharen ausnahmslos einreihig sind (während sie bei den andern Subgenera, den *Eumuseen* und *Physokaulideen,* nach Schumann und Baker zweireihig sind). Bei der Zürcherbanane fanden sich ferner charakteristischerweise in den wenigen (4—5) Fruchtscharen je 3—5 Blüten, in den unteren nichtfruchtenden Scharen 4—6, in den folgenden vorwiegend 3, dann 2 Blüten und am Vegetationskegel der älteren Infloreszenz sogar nur je eine Blüte pro Schar. Die oval lanzettlichen Brakteen fallen mit der nichtfruchtenden Blüte ab. Die Infloreszenz, die lange Zeit aufrecht in die Luft ragt (Fig. 5a) und erst nach und nach nach Erreichung ziemlicher Länge durch Weichwerden der Achse sich mit der Spitze nach der Seite zu neigen beginnt (Fig. 5b), besteht daher aus einem unteren Teil mit den wenigen, gespreizt in die Luft starrenden Früchten (s. Fig. 5a und b), die alle epithalamen Teile abgeworfen haben und an deren Basis sich die Narbe des Tragblattes findet, aus einem zweiten $\pm$ gestreckten Teil, der nach oben immer dichter von den Narben abgefallener Brakteen und nichtfruchtender Blütenscharen bedeckt ist und aus einem dritten Teil am oberen Ende, dem geschlossenen Infloreszenzkolben, dessen unterstes Tragblatt gegebenenfalls $\pm$ weit absteht und die Blüten sichtbar werden läßt (Fig. 12a). Der Infloreszenzkolben mißt 10,5 cm, sein größter Durchmesser 3,4 cm (der darauf senkrecht stehende 3,2). Die Länge der Brakteen betrug 10 cm. (Immerhin ist zu beachten, daß die Länge der Brakteen in der Regel nach dem Infloreszenzende etwas abnimmt, daß die Zahlen für die untern Scharen, von denen ich nur die Narben sah, also etwas,

wenn auch nicht viel größer sein dürften!)[1]) Die Brakteen der 1. Infloreszenz waren — was bei *Eumuseen* und *Physokaulideen* ausgeschlossen ist — rein weiß, nur mit etwas Gelb an der Spitze. Die zweite zeigte jedoch neben der dottergelben Spitze (die Gelbfärbung in der Hauptsache nur auf ca. 3 mm hohem Dreieck, nach unten rasch abnehmend) im Februar, als sie mir übersandt wurde, eine blaß weinrote Färbung der Brakteen, während dieselbe Pflanze um die Jahreswende ebenso weiße Tragblätter aufgewiesen hatte wie die erst untersuchte. Anfang Winter war dagegen die Färbung nach freundlicher Mitteilung des Obergärtners ein ähnliches Rot gewesen wie zur Zeit der Untersuchung. Ich vermute, daß dieser zweimalige Wechsel der Farbe — der umso auffälliger ist, als er die Braktee betrifft — mit dem Wechsel in der Belichtung zusammenhängt, da die Lichtfülle im Herbst und im Februar wesentlich größer war als in dem wolken- und schneereichen Dezember 1909/10. Schwankungen von Feuchtigkeit und Temperatur kommen, da die Pflanze ja stets im Gewächshaus steht, nicht in Betracht. Übrigens waren die untersuchten Brakteen der 2. Infloreszenz nicht gleichmäßig rot gefärbt. Am intensivsten, mit einem Stich ins Violette, ist der Rand, ca. ½ cm breit, gefärbt. Nach innen und besonders nach der Basis ist die Färbung heller. Die Basis selbst und ein dünner Streif in der Mitte waren weiß. Am lebhaftesten ist, sowohl für Rot als für Gelb, die Färbung eines ½ mm breiten Saumes des Blattes. Schon bei der 5.[2]) Braktee dieses Kolbens war ungefähr das untere Drittel des Tragblattes rein weiß. Das siebente Tragblatt, das mit seinem obersten Ende die Spitze des Kolbens bildete (Sp. in Fig. 12a), sonst aber wie das vorhergehenden ganz von den alten Tragblättern zugedeckt und vom direkten Lichtgenuß abgeschlossen war, zeigte, wie das folgende, nur noch eine leichte Rötung. Die nach innen und oben folgenden waren weiß, mit Ausnahme einer leichten, später auch verschwindenden Rötung eines ca. 1 cm breiten Randstreifens. Die gelbe Farbe der Spitze blieb länger sichtbar, ohne jedoch einen merklich größeren oder kleineren Raum als in späteren Stadien einzunehmen. — Übrigens schwanken auch die Angaben der Autoren über die Brakteenfarbe von *M. rosacea,* denn nach Baker, Annals of botany, sind sie pale blue or reddish lilac, nach Knuth dagegen schön karminrot usw.

Die zunächst sichtbaren äußeren Blütenteile waren bei beiden Infloreszenzen in der oberen Hälfte dottergelb (welche Farbe nur bei diesem Subgenus vorzukommen scheint), gegen den Fruchtknoten hin heller und 43—46 mm lang. Das mediane Kronblatt

---

[1]) Nach Bot. Reg. mißt die ältere Braktee von *M. rosacea* ca. 16 cm. Die Infloreszenzkolbenlänge ist (offenbar nach längerem Wachstum) 13 cm, die Breite 3½ cm. Nach Roxburg, Flora indica, beträgt die Brakteenlänge 4—6 inches, nach Knuth Handbuch 10 cm. Nach Baker in Annals of botany 1893 p. 189 ff. ist die Länge der unteren 6—8, die der obern 3 inches.

[2]) Ich beginne die Zählung jeweils mit dem ältesten, der Vegetationsspitze fernsten Organ, also je höher die Zahl, um so kleiner und jünger ist das Organ und umsomehr durch die vorangegangenen Brakteen von der Außenwelt abgeschlossen.

war weiß, ev. mit einem Strich ins Violette. Der Fruchtknoten war bei den mir zu Gebote stehenden Blüten (von der 68. Braktee mit nichtfruchtenden Blüten an aufwärts bei Infloreszenz I, ca. der 124. bei Infloreszenz II) äußerst rudimentär, nur $4^1/_2$—6 mm[1]) lang und ungefähr ebenso breit, die ausgeschiedene Menge des anfangs bitter, dann süß schmeckenden Nektars ist zum Teil überraschend groß. Er füllt bei I oft das ganze untere Drittel einer Blüte aus (Fig. 11 $b_3$ u. d), wie leicht von außen zu sehen, da trotz der Färbung das Perigon genügend durchsichtig ist. Bei II war die Honigmenge hingegen sehr gering, meist sogar keiner zu sehen. Sämtliche Früchte, auf deren Blütenboden scharf umgrenzte Narben der abgefallenen Blütenhülle und Sexualblätter auffielen (s. Fig. 12 c), waren noch grün und wiesen, wiewohl sie viel stärker auseinander spreizten als bei den andern untersuchten Arten[2]), aufs deutlichste gegenseitige Beeinflussung ihrer Konturen auf. Der Querschnitt der äußersten Früchte (Fig. 12 c) ist $\pm$ dreieckig; die eine andere Frucht berührenden Seiten von Früchten beliebiger Stellung sind ganz flach, ebenso die der Achse zugewendeten. Die der Braktee zugewendete Seite kann ebenfalls flach sein, sodaß dann die nicht das Ende der Schar bildenden Früchte viereckigen Querschnitt haben, oder die Seite ist gebrochen, sodaß der Querschnitt ein Fünfeck darstellt, wie dies für *M. Cavendishii* und *Ensete* die Norm ist. Die Länge der Fruchtknoten schwankte je nach der Stellung in Schar und an der Achse von 39—56 mm; die Regel bildet eine Länge von 48—51 mm.

Auch hierin, d. h. in Form, Maß und Farbe der Frucht, sowie in Zahl und Distanz der Fruchtscharen und Zahl der Früchte ist auf Grund der Literaturangaben und Zeichnungen *M. rosacea* von den Zürcherpflanzen nicht prinzipiell verschieden. Als *ellipsoidea* (Schumann) kann die Frucht freilich nicht bezeichnet werden; auch fand ich kein Gelb in ihrer Farbe. Die Zeichnung im Bot. Reg. zeigt noch den Griffel auf der Frucht samt Staubblattrudimenten. Dies Verhalten wäre immerhin ein wichtiges und leicht konstatierbares Unterscheidungsmerkmal, sofern es konstant ist, d. h. diese Organe bei *rosacea* auch nach dem Welken auf der Frucht bleiben, wie dies z. B. bei *paradisiaca* und ihren Subsp. der Fall ist. Fallen sie erst nachträglich ab, so ist freilich auch hier die Brücke geschlagen. Den Gedanken an einen Wechsel im Verhalten auch in diesem Punkt unterstützen auch die wechselnden Angaben über Persistieren oder Abfallen der Brakteen und nichtfruchtenden Blüten.

Die noch an der Infloreszenz befindlichen Blüten konnten alle in ganz frischem Zustand untersucht werden.

Die freundlichen Bemühungen von Herrn Prof. Schröter sowie die meinigen, weiteres frisches Material zu bekommen,

---

[1]) Diese Zahlen stimmen mit den Angaben der Literatur und den aus Zeichnungen eruierten Maßen für *M. rosacea* ganz gut überein.

[2]) Bei den Fruchtständen der Eßbananen zeigt sich regelmäßig ein freilich viel schwächeres Auseinanderspreizen nur bei völliger Reife.

blieben erfolglos. Dagegen konnte ich aus dem Herbarium generale des Botanischen Museums der Eidg. Technischen Hochschule noch eine Infloreszenz von „**M. discolor**“, Herb. Regel, Fig. 14, I (Herkunft unbekannt) verwerten und endlich im Juni 1911 eine in Formol aufbewahrte Infloreszenz (Fig. 14, II) in der Lehrmittelsammlung der Kantonschule Aarau untersuchen, die als *M. sapientum*, Oran, Herbst 1902, etikettiert war. Ich bezeichne sie als **M. discolor II**, denn sie gehört nach Habitus, Maßen, Blüte, Farbe und Blütenzahl durchaus zu dieser Art. Ihre Infloreszenzbasis mit den Früchten fehlte. Das Material bestand nur noch aus einer 20 cm langen, 13 mm dicken, etwas

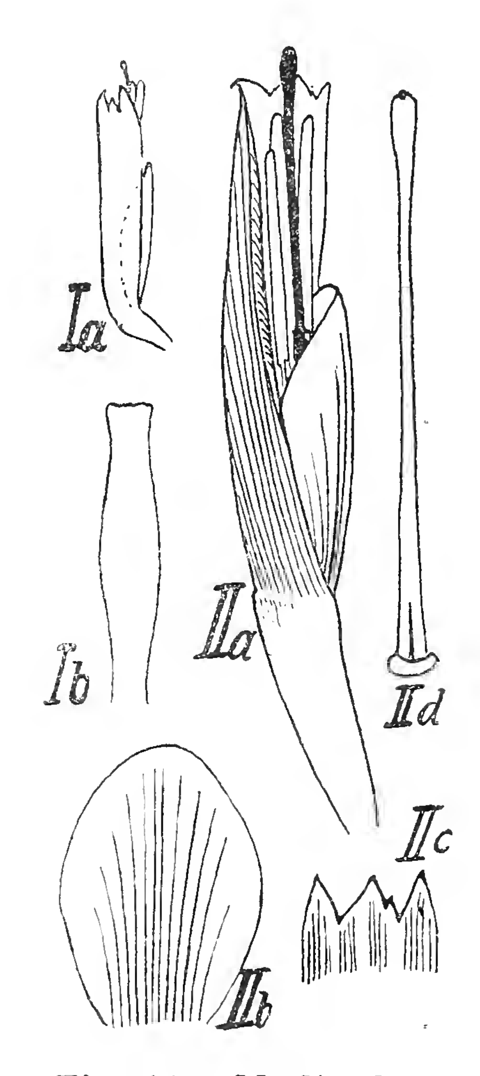



Fig. 14. *M. discolor.*

*Ia* nichtfruchtende Blüte. *Ib* Frucht nach dem getrockneten Material des Herb. Regel, $^{3}/_{4}$ nat. Gr. *IIa* nichtfruchtende Blüte. *IIb* medianes Kronblatt ($^{9}/_{8}$ nat. Gr.) *IIc* Ende des mehrblättrigen Hüllteils dieser Blüte. *IId* Griffel v. hinten ($1^{1}/_{2}$ nat. Gr.) der Lehrmittelsammlung in Aarau.

gekrümmten Achse, die in üblicher Weise mit leider z. T. undeutlichen Narben abgefallener Brakteen und nichtfruchtender Blüten in engen Spiralen bedeckt war. Der abschließende Kolben hatte eine Länge von 160 mm und 50 mm Durchmesser. Brakteenlänge 115 mm, größte Breite 47 mm. Länge nichtfruchtender Blüten ca. 50 mm, dabei die des Fruchtknotens ca. 15 mm. Bei I war die Kolbenlänge nur 110 mm, die Breite ca. 45 mm, Länge des Fruchtknotens nichtfruchtender Blüten nur 9 mm und die des mehrblättrigen Hüllteils nur 23 mm. Der Durchmesser der freilich eingetrockneten 9,5 cm langen Achse war 0,5 cm, sodaß es sich offenbar bei I um ein weit schwächeres Exemplar handelt als bei II.

Als nichtblühende Pflanzen konnte ich endlich noch im hiesigen bot. Garten außer den erwähnten **M. sumatrana** und **sanguinea** noch **M. basjoo** und **M. ventricosa** kennen lernen.

# III. Teil:

## Die Ontogenie der nichtfruchtenden Blüte.

Ich beabsichtige im folgenden eine vergleichend morphologische Skizze der Ontogenie der nichtfruchtenden Bananenblüte, speziell von *M. Ensete* und der *Zürcher Rhodochlamydee (= M. rosacea?)*, von der Anlage des Blütenprimords bis zur völligen Anthese zu geben. Ein vergleichend morphologisches Studium anstatt der Beschreibung nur je einer Art ist aus zwei Gründen unbedingt unerläßlich: Einerseits ist aus den Untersuchungen von Wittmack über Blütenprimordien von *M. Ensete*, sowie von Schacht an *M. Cavendishii*, von Schumann an *M. paradisiaca* (subsp. *normalis)*, von Crüger an *M. (parad.* subsp.) *sapientum* und an *M. rosacea* und von Payer an *M. coccinea* ersichtlich, daß die Anlage der Blüte verschieden erfolgt, indem sich *M. Ensete* hierin von den andern erwähnten Formen unterscheidet. Die *Zürcher Rhodochlamydee* schließt sich im wesentlichen an die übrigen genannten Arten der *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen* an. Andererseits zeigt die Anlage von *M. Ensete* nicht denselben Bautypus wie die erwachsene Blüte, indem die Anlage streng radiär (aktinomorph) ist, mit deutlicher Scheidung der stets dreigliedrigen Kreise, also im Prinzip der jeder Tulpe gleicht; die fertige Blüte dagegen ist ± zygomorph, mit ungleicher Zahl von Organen auf verschiedenen Kreisen derselben Blüte, wie schon aus den Darstellungen Wittmacks hervorgeht; bei den andern Arten ist sowohl Anlage als fertige Blüte hochgradig zygomorph und die Kreise zeigen ebenfalls nicht alle dieselbe Organzahl.

Eine vergleichende Untersuchung begegnet nun aber auch insofern (auch hierüber fand ich in der Literatur keine Angaben) großen Schwierigkeiten, als sich an Individuen derselben Art, ja sicher auch an derselben Infloreszenz, die Blüten verschieden anlegen. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* konnte ich ohne weiteres einen großen Unterschied konstatieren, indem die Primordien ein und derselben Achse unter sich ± gleich, von denen der andern Achse aber deutlich verschieden waren.

Ich mache im I. und II. Abschnitt dieses Teiles zuerst auf einige Punkte von grundlegender Bedeutung aufmerksam, um dann in den folgenden Abschnitten die Blütenbildung jeder Art gesondert zu besprechen.

## 1. Die Unterschiede an den Infloreszenzen der Zürcher Rhodochlamydee (= M. rosacea?) und ihre Begleitumstände.

Die auffallenden Unterschiede der Primordien beider Infloreszenzen sind folgende: Bei der ersten Infloreszenz waren die Primordien gleichartig und durchaus von dem für *Rhodochlamydeen* und *Eumuseen* charakteristischen Typus (wie ihn Crüger für *M. rosacea* schilderte), bei dem sich erst ein hinten offener Ringwulst anlegt (Fig. 15 $b_1$), auf welchem sich dann ungefähr gleichzeitig die 5 Organe des äußeren und inneren Kreises differenzieren. Das 6. Staubblatt fehlt oder seine Anlage ist zum mindesten undeutlich und von der des medianen Kronblattes nicht leicht zu trennen (in seltenen Fällen ist die Anlage gleich der der übrigen Staubblätter). Bei der zweiten Infloreszenz mit ziemlich variierender Primordbildung hingegen war der gemeinsame Ringwulst meist kaum angedeutet (Fig. 15 $b_2$); es kamen vielmehr sofort die einzelnen Phyllome, und zwar stärker die Kelchblätter, zum Vorschein; auch standen die Kronblätter etwas innerhalb derselben. Das Andrözeum fand ich zu einem großen Teil vollständig (doch konnten nur sehr wenige Blüten untersucht werden, da sich in einer Tragblattachsel nur je eine Blüte befand, bei Infloreszenz I dagegen je drei). Diese Primordien erinnerten im ganzen sehr an die von *Ensete,* auch in Wittmacks Beschreibung. Sie unterschieden sich aber von ihnen in erster Linie durch weniger scharfe Abgrenzung der beiden Hüllkreise voneinander, deutlichere Markierung des mehrblätterigen Hüllteiles, d. h. deutlichere Trennung desselben von den Staubblättern, und darin, daß die Kronblätter relativ rascher als bei *M. Ensete* nach den Kelchblättern angelegt wurden (ich schließe dies daraus, daß ich die Größendifferenz zwischen den Organen beider Kreise bei der zweiten Infloreszenz der *Zürcher Rhodochlamydee* nie so erheblich fand wie bei *Ensete*).

Diese Unterschiede finden m. E. in folgenden Begleitumständen eine ziemlich hinreichende Erklärung. Die Infl. I, die es erst zu 68 Scharen ausgewachsener nichtfruchtender Blüten gebracht hatte, zeigte in diesem Teil gute Übereinstimmung mit einem entsprechend langen Stück am unteren Ende von Infl. II: Wenige Fruchtscharen mit 3—5 Blüten, dann eine Region von nichtfruchtenden Scharen mit 4—6, weiter oben mit bald 4, bald 3, dann vorwiegend 3 Blüten. Bei Infl. I folgten nun der Infloreszenzkolben und der Vegetationskegel mit ebenfalls noch je drei Knospen resp. Primordien, bei Infl. II dagegen folgten erst noch eine Region mit bald 2, bald 3, und dann eine Region mit vorwiegend 2 Blüten. Der Infloreszenzkolben begann erst mit der 125. Schar. In konsequenter Fortsetzung der Abnahme der Blütenzahl pro Schar von Basis zur Spitze standen aber die Primordien nur noch einzeln in der Achsel je eines Tragblattes des Vegetationskegels. Die fast doppelt so lange Infloreszenzachse des zweiten Exemplars war dem Erschöpfen nahe, wie, abgesehen von den erwähnten Umständen, besonders deutlich das immer stärker werdende Sich-zur-Seite-neigen des oberen Teiles und ihre Zersetzung und Er-

weichung von der Mitte her zeigte. Dazu kommt, daß bei Infl. II die Brakteen derselben Dreierzeile am Vegetationskegel etwa doppelt so großen Abstand hatten als bei Infl. I und daß das Primord von Infl. II — dies ist wohl das punctum saliens — schätzungsweise $1^1/_2$ mal größeren Durchmesser hatte als ein gleichaltriges von Infl. I. Es darf deshalb wohl auf folgenden Zusammenhang dieser Einzelbefunde geschlossen werden: Die Infloreszenzachse II war dem Erschöpfen nahe. Dies äußert sich an der Vegetationsspitze durch Abnahme der Raschheit der Ausgliederung der seitlichen Organe, so daß die Brakteen derselben Parastiche relativ weiter voneinander abstehen. Das Blütenprimord, dessen Tiefendurchmesser jeweils dem ganzen Abstand eines Tragblattes von dem nächsten Tragblatt der Dreierzeile entspricht, kann infolgedessen entsprechend größer werden. Infolge der

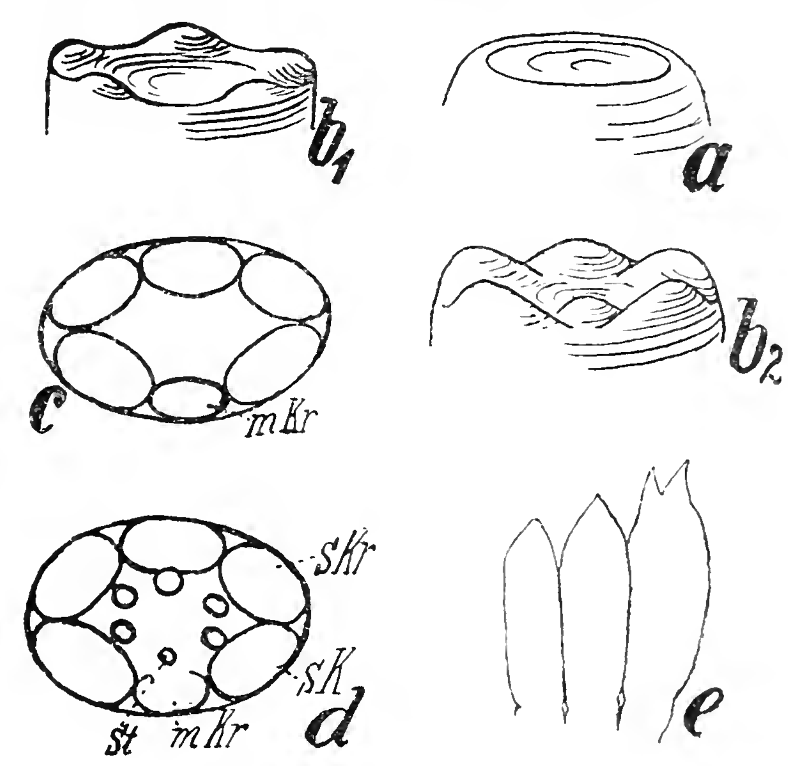



Fig. 15. *Zürcher Rhodochlamydee* (*M. rosacea?*)

*a* Jüngstes Stadium. $b_1$ *c* u. *d* aufeinanderfolgende Stadien, dem Rhodochlamydeentypus in der Hauptsache folgend. $b_2$ entsprechend $b_1$, doch *M. Ensete* genähert. *e* Knospen von 6 (rechts) bis ca. 4 (links) mm Höhe, von außen. Alle vergrößert. In *b—d* die axoskope Seite nach unten resp. vorn gewendet.

gleichzeitig ermöglichten stärkeren Verbreiterung des Primords scheint aber die Entwicklung mehrerer Blüten in der Achsel eines einzigen Tragblattes unmöglich zu werden, da die Raumtiefe nach den Seiten zu stark abnimmt.

## 2. Grössendifferenzen des Primords als Ursache der beiden Hauptblütentypen.

An einem größeren Primord können nun aber Blütenteile von einer gewissen Größe ohne jede seitliche Berührung ausgegliedert werden und sich eine zeitlang entwickeln, die — *ceteris paribus*, vor allem bei gleicher Größe der Organanlagen — bei deutlich kleineren Primordien nicht

einmal Raum zur ersten deutlichen Anlage finden, resp. infolge der sofortigen Berührung der allerersten Anlagen gemeinsam entstehen müssen, als Ringwulst, auf dem sich die einzelnen Spitzen erst später deutlich abheben und ausgliedern.

Bei *M. Ensete* sind die Dimensionen von Blühsproßprimord und Organanlage so bemessen, daß sich jedes Organ frei anlegen kann. Ihr Blütenprimord ist von den untersuchten das absolut größte. Bei Reduktionen (und die Spezialisierung der Bananenblüte besteht, wie sich zeigen wird, zum großen Teil in solchen, vor allem auch gerade in Größenreduktion bestimmter, doch nicht aller Teile) wird an der Blüte, so weit mein Material ein Urteil erlaubt, zunächst und hauptsächlich das Blütenprimord in seiner Größe reduziert, während die Blütenorgane (Kelch-, Kron- etc. blätter) ihre Anlagedimensionen durch die verschiedenen Arten hindurch $\pm$ beibehalten. Infolge dessen tritt nach anfangs getrennter Anlage zunächst eine basale Verwachsung der Organe ein (Fig. 15 $b_2$; s. auch *Ensete*) und bei stärkerer Größenreduktion des Blütenprimords Berührung und Verwachsung resp. Ringwulstbildung der Blattanlagen schon im Moment der Ausgliederung.[1]) (Fig. 15 $b_1$.)

Diese Ansicht findet in folgenden, an jeder Infloreszenz zu konstatierenden Tatsachen gewichtige Stützen:

a) Die Fruchtblüten aller Bananen sind durch viel größere zugehörige Internodienlängen vor den nichtfruchtenden Blüten ausgezeichnet, und zwar ist auch die Internodienlänge der obersten Fruchtschar immer noch wesentlich größer als die irgend einer nichtfruchtenden Schar, deren Internodienlängen übrigens relativ recht konstant sind. Bei dem völligen Fehlen jeder Beobachtung über die Ontogenie der Fruchtblüten irgend einer Art und dem damit verbundenen Fehlen jedweder Kenntnis darüber, ob die Fruchtblüten und nichtfruchtenden Blüten in der Anlage in jeder Beziehung gleich sind oder konstante Verschiedenheiten zeigen, ist obige Tatsache wenigstens ein Wink, vielleicht eine sichere Stütze; denn sie läßt vermuten, daß die Fruchtblüten sich nicht nur unter günstigeren mechanischen Bedingungen als die nichtfruchtenden Blüten entwickeln, sondern auch anlegen. Ihr stets viel größerer Tiefendurchmesser läßt vermuten, daß die mechanische Hemmung seiner Ausdehnung nie eine so starke war, resp. daß der Raum, in dem sie wachsen, geräumiger ist, das Primord also größer sein kann. (Vergl. auch die Variabilität in Internodienlänge und Blütendimensionen, Zahl der Fruchtscharen etc. bei *M. Ensete*, *M. Cavendishii*, Vegetationskegeln der *Zürcherrhodochlamydeen*, *M. discolor*, die alle im selben Sinne sprechen.)

---

[1]) Das mediane Kronblatt scheint hiervon eine Ausnahme zu machen; doch findet sich auch hierfür eine zu dem eben Gesagten passende Erklärung (s. IV. Teil, Exzentrizität des Blütenwachstums).

b) Dieselbe Vermutung ergibt sich auch daraus, daß die Fruchtblüten im Verhältnis zum Achsenumfang der betreffenden Stelle viel weniger dicht stehen als die nichtfruchtenden Blüten, so daß auf dieselbe Bogenlänge eine kleinere Zahl von Fruchtblüten, resp. dieselbe Zahl von Fruchtblüten auf einen absolut viel größeren Bogen fällt. Ja sogar die zugehörigen Zentriwinkel sind in der Fruchtregion trotz des größeren Achsendurchmessers größer. So beträgt er bei der 2. Infloreszenz der *Zürcher Rhodochlamydee* 110–130° bei den Fruchtscharen, bei den nichtfruchtenden Scharen mit ebensoviel Blüten dagegen nur ca. 90°. Das Verhältnis der Fruchtscharbreite (an der Basis gemessen) zum Achsenumfang an der betreffenden Stelle beträgt 1 : (2,9 bis 3,2), nur für die erste, sehr tief inserierte Schar mit sehr großem Achsenumfang 1 : 3.6. Für die nichtfruchtenden Scharen ist es dagegen 1 : 4, soweit sie ebenfalls 3—4 Blüten aufweisen. Der Achsenumfang ist ferner für die einzelnen Scharen und Typen auch durch die Durchschnittsbreite der Blüte einer Schar meßbar mit charakteristischem Resultat. Er beträgt bei den

3-blütigen Fruchtscharen I—III das 10,8- resp. 9,6- resp. 9,3-fache,
4 „ „ IV—V je das 11,2fache,
3 „ Übergangsschar das 12fache,
3—4-blütigen nichtfruchtenden Scharen das 14,1- bis 16-fache,

bei den nichtfruchtenden Scharen dagegen das 14,1- bis 16-fache, wiewohl er absolut stark abgenommen hat. Von Schar 49 ab sinkt freilich das Verhältnis wieder etwas zugunsten der Durchschnittsbreite der Blüte; doch ist der Achsenumfang immer noch wenigstens gleich 12 Durchschnittsbreiten auch bei der 100. Schar.

c) Ebenso weisen Varianten in der Blütenbildung — wie im VI. Teil der Arbeit gezeigt werden soll, sind sie von der Stellung der Schar in der Hauptsache abhängig! — auf eine Größendifferenz der Primordien an ein und derselben Achse:

1. Blüten, die in einem Kreis mehr als die üblichen 3 Organe zeigen, sind bei den Fruchtblüten viel häufiger als bei den nichtfruchtenden Blüten, und bei den unteren Fruchtblüten wieder häufiger als bei den oberen Fruchtblüten. Die Organe dieser Blüten sind in keinem Fall von kleinerem Querschnitt als die der normalen Blüte. Dafür, daß sie erst nachträglich vor den anderen begünstigt worden, in dem Sinne, daß sie ein anfängliches Minus in den Dimensionen wieder ausgleichen konnten, spricht gar nichts, im Gegenteil, es spricht verschiedenes (besonders der oft größere Querschnitt dieser Blüten) dafür, daß sie von Anfang an begünstigt, daß sie mit breiterem Primord angelegt waren. Vor allem beweisend ist, daß zufällig auch am Vegetationskegel von *M. Ensete* ein junges Primord einer vierzähligen Blüte unter sonst normalen Blüten zu finden war, daß sein Durchmesser ca. $1^1/_4$ so groß war wie der der benachbarten Blüten. Seine Blattanlagen zeigten dabei durchaus normale Größe, also weder merkliche Verkleinerung noch Vergrößerung gegenüber den Organen der Nebenstehenden.

2. Bei den Fruchtblüten sind wieder weit häufiger 2 oder alle 3 (resp. 4) Kronblätter „lippig", d. h. selbständig und breit und am Blütenboden inseriert, wie es für das mediane Kronblatt der Fall ist. Bei den viel zahlreicheren nichtfruchtenden Blüten ist so etwas sehr selten! Ja sogar nur teilweise lippige Entwicklung eines seitlichen Kronblattes findet sich bei letzteren äußerst spärlich. Auch diese Variante resp. Abnormität ist übrigens in den unteren Fruchtscharen wieder weit häufiger als in den mittleren und oberen. Die Entwicklung der seitlichen Kronblätter ist aber aufs deutlichste vom verfügbaren Raum abhängig (s. u.): Genügt er nicht, so werden sie, ev. bis zu völligem Schwund, reduziert.

3. Synanthien sind nach meinem Material am häufigsten bei den nichtfruchtenden Blüten. Auffallend ist, daß sie besonders häufig sind bei den Arten mit stärksten Größenreduktionen der Brakteen und stärkster Reduktion der Blütenzahl pro Schar: Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* und *M. paradisiaca* subsp. (Zürich), anscheinend auch bei *M. discolor*, wo die Narben aber zu schlecht erhalten sind, um sicher zu urteilen. Und auch hier ist die Verteilung wieder charakteristisch. Sie treten nämlich da auf, wo die Brakteenbreite unter eine gewisse Normalbreite in Bezug auf die Blütenzahl sinkt, also jeweils in den oberen Scharen mit je 4, resp. 3 oder 2 Blüten, da die Blütenbreite durchschnittlich konstanter ist als die Brakteenbasisbreite, vor allem langsamer abnimmt als letztere.

4. Blüten mit weniger als 3 Organen pro Kreis finden sich in der nichtfruchtenden Region nicht selten, in der Fruchtregion sozusagen nie.

5. Anscheinend in Widerspruch mit obigem steht das Auftreten von einigen Blüten mit allseitig geschlossener Hülle, mit lauter fädigen, an der Perigonröhre angewachsenen Kronblättern und auffallend engem Querschnitt in den unteren Fruchtscharen von *M. Ensete II* (Schar 2 und 3). Diese sonst unbekannte Blütenform findet sich nun aber verbunden mit einer auffallend kleinen Blütenzahl (die vorangehende und die folgenden Scharen haben mehr Blüten) und mit Verlaubung der Brakteen, d. h. also in Blattbildungen, die unter anderen Umständen (wie schon bemerkt, können die Übergangsblätter bei *Ensete* sehr zahlreich sein) hätten Übergangsblätter sein können und dann keine Blüten hätten entstehen lassen. Die besondere Form ist also wohl der Ausdruck der besonderen der Blütenanlage ungünstigen, ihrer späteren Entwicklung aber eher weniger feindlichen Bedingungen.

d) Auch die normalen Differenzen der beiden Hauptblütentypen können hier berücksichtigt werden. Bei den Fruchtblüten entwickeln sich auch die Organe des zuletzt angelegten Kreises vollständig, ja sie hypertrophieren in den unteren Scharen sogar. Bei den nichtfruchtenden Blüten verkümmern diese Organe und zwar in der Regel umso mehr, je länger das Blühen schon dauerte. (*M. discolor* eine Ausnahme? s. Taf. XIII.) Das mediane innere Staubblatt ist wenigstens bei *M. Ensete* in den Fruchtscharen ebenso entwickelt wie die anderen

Staubblätter, in den nichtfruchtenden Blüten dagegen verkümmert es immer mehr. Der mehrblättrige Hüllteil der Fruchtblüten (wenigstens von *M. Ensete*) ist tiefer gespalten als bei den nichtfruchtenden Blüten, bei denen die Verwachsungsintensität nach dem Achsenende noch sehr zunehmen kann (*M. paradisiaca* subsp. Zürich).

Das Verhalten der normalen Blüten, besonders ihrer inneren Teile, gestattet zwar auch einen Erklärungsversuch derart, daß angenommen würde, die Primordien der unteren Scharen würden ein Breitenwachstum zeigen, das relativ zur Organanlage für letztere günstiger sei als bei nichtfruchtenden Blüten. Nimmt man aber die übrigen angeführten Tatsachen hinzu, so kann die Erklärung m. E. nur lauten:

In den Fruchtscharen ist das Verhältnis der Primordgröße zur Größe der Organanlage für ersteres günstiger als in den nichtfruchtenden Blüten. Daher gelangen die Organe in den Fruchtblüten besser getrennt zur Anlage, resp. legen sich hier häufig überzählige Organe resp. Radien an und kommen alle Kreise zur Entwicklung. Bei den nichtfruchtenden Blüten dagegen fehlt es an Raum, daher frühe Berührung der Anlagen, Unterdrückung einzelner resp. ganzer Radien und Kreise.

Die absolute Größe der Organanlagen ist in ein und derselben Infloreszenz und bei verwandten Pflanzen relativ konstant. Sie ist auch für das ganze Genus konstanter als die Größe des Primords der nichtfruchtenden Blüten. Das größte Primord hat *M. Ensete* mit dem günstigsten Bildungsraum, das kleinste von den untersuchten Arten die *Zürcher Rhodochlamydee* mit den ungünstigsten Verhältnissen. Wie die genannten Arten unterscheiden sich auch innert jeder Infloreszenz Frucht- und Nichtfruchtregion hinsichtlich ihrer Bildungsbedingungen, also wohl auch hinsichtlich ihrer Primordgröße.

### 3. Musa Ensete. Ontogenie der nichtfruchtenden Blüte.

Vorbemerkung. Die Primordausgliederung erfolgt (s. VII. Teil, Partialinfloreszenz) entgegen der bisherigen Ansicht (Schumann) nicht von der Mitte der Schar nach beiden Seiten hin, sondern von rechts nach der Mitte und dann weiter nach links. Rechts befinden sich also die ältesten, links die jüngsten Blüten jeder Schar resp. deren Vorstadien, die ungegliederte Oberkante des Podiums etc., an der sich anscheinend so lange neue Blüten bilden, bis sie bis ganz ans linke Ende damit besetzt und der ganze Raum im Brakteengrund ausgefüllt ist. Am rechten Ende ist der Zeitunterschied der Ausgliederung ein recht geringer, die Primordien haben dort in allen Stadien ungefähr fast gleiches Aussehen und gleiche Größe. Die Mitte zeigt aber eine deutliche Differenz in der Ausbildungszeit, die sich nach links dann noch mehr verstärkt. Die beiden Reihen verhalten sich genau gleich. Einen Zeitunterschied konnte ich bei letzteren nicht konstatieren. Die benachbarten Primordien beider zeigen gleiche Größe und gleiche Stadien. Sie unterscheiden sich aber durch die Lage zur Braktee und damit auch in der Lage ihrer oberen Fläche.

Die ersten Stadien, bis die Kelchblattspitzen zusammenschließen, studierte ich vor allem von oben. Die späteren Stadien müssen vorwiegend auf Längsschnitten untersucht werden, bis es nach Erreichung einer gewissen Stärke und Länge der Kelchblätter etc. gelingt, die Organe ohne zu starke Verletzung herauszupräparieren.

Die **Primordien** (= Stadien bis Zusammenschluß der Kelchblattspitzen). Die aus den Krenaturen des relativ hohen, länglichen (sich von links nach der Mitte etwas stärker, von der Mitte nach rechts schwächer verbreiternden) Grundstocks entstehenden Primordien stellen zylindrische Körperchen von rundlich 3—5eckigem Querschnitt dar mit abgeflachter Deckfläche (Fig. 16a). Bei den Blüten der Außenreihe ist sie im allgemeinen stärker geneigt als bei denen der Innenreihe (Fig. 16c) infolge des hemmenden Einflusses der Tragblätter. Auf der nächsten Stufe zeigt sich neben einem geringen Breiten- und Höhenwachstum besonders eine runde Einsenkung der Deckfläche, die an der Vorderkante der Blüten der Außenseite (also phylloskop) am schärfsten akzentuiert ist (Fig. 16c und d). Die Vertiefung entsteht dadurch, daß die mittleren Teile im Wachstum hinter den Randpartien zurückbleiben. Aus den Randpartien entstehen alsogleich drei flache Höcker (Kelchblattanlagen) in $^2/_1$-Stellung, d. h. zwei seitlich axoskop, eines median und phylloskop. Zwischen ihnen, mit den Enden innerhalb verlaufend (peripher fand ich keine Scheidung), erheben sich später drei weitere ebenso flache Höckerchen (Kronblattanlagen) in $^1/_2$-Stellung (Fig. 16e und f). Sie sind nach innen nicht so scharf abgegrenzt wie die äußern, ja verlaufen zuerst ganz allmählich und unmerklich nach der Mitte. Während die ersten Höckerchen sich nun rasch aufwärts und in die Breite entwickeln (so daß das Primord von oben deutlich dreieckig aussieht), grenzen sich auch die inneren Höckerchen allseitig ab, doch bekommen sie nicht mondsichelartigen, sondern rundlichen Grundriß (Fig. 16g). Sie treten übrigens, so weit ich sah, alle gleichzeitig auf (nach Payer legen sich die Kelch- und Kronblätter bei *M. coccinea* ungleichzeitig an, indem die phylloskopen Organe jedes Kreises nach den axoskopen erscheinen sollen). Während dieser Abgrenzung entwickeln sich (auf den Schnitten schon früher angedeutet) gleichsam am Fuße der sich mit der Spitze über das Primord neigenden Kelchblätter neue Höckerchen (Staubblattanlagen, äußerer Kreis) in $^2/_1$-Stellung (Fig. 16g), die sich rasch allseitig abgrenzen und ungefähr die Querschnittsgröße der Kronblätter erreichen (Fig. 16h), ja die der seitlichen später übertreffen. Die Kronblätter, die von den Kelchblättern immer deutlicher umfaßt werden, differenzieren sich nach Größe und Gestalt in späteren Stadien in der Weise, daß die seitlichen klein bleiben und sich etwas verbreitern, d. h. mehr nach der Seite als radialwärts wachsen, hinter dem Radialwachstum des Primords also zurückbleiben (wie auch die Kelchblätter), während das mediane Kronblatt (s. u.) zunächst meist einen runden Querschnitt von viel größerer Fläche behält. Innerhalb der seitlichen Kronblätter erheben sich nun die Staubblattanlagen des inneren

Kreises, wobei sich die beiden seitlichen Anlagen stets scharf gegen die Kronblätter abgrenzen, während das mediane Kronblatt (besonders bei *Ensete II)* oft sehr starke Tiefenentwicklung aufweist (Fig. 16i) und auf das Gebiet übergreift, wo das mediane innere Staubblatt stehen sollte, so daß letzteres dann zu fehlen

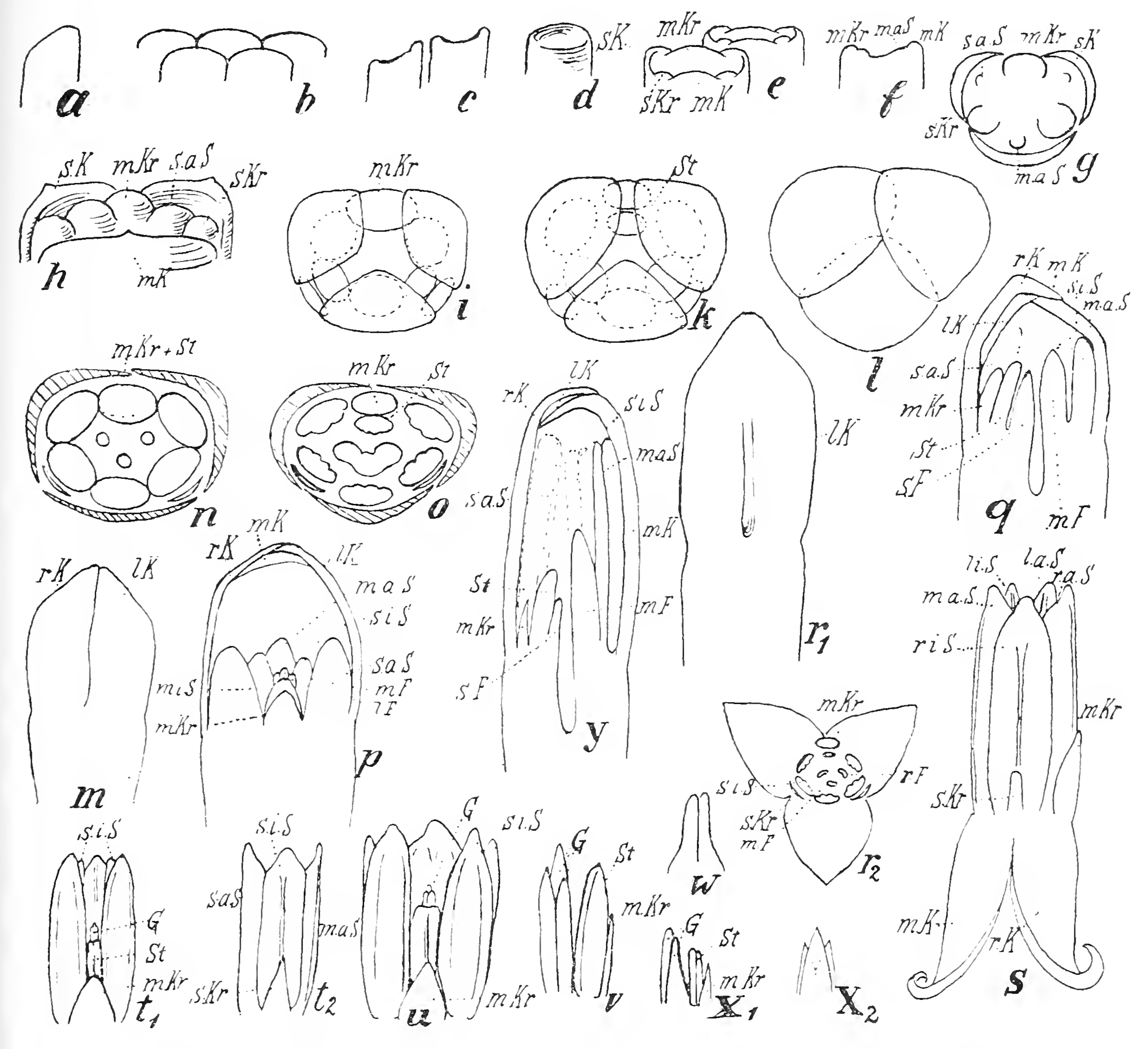


Fig. 16. Entwicklung der nichtfruchtenden Blüte von *Musa Ensete*.
Sämtliche Fig. vergr. *h* nach *Ens. I*, übrige nach *Ens. II*. — Bezeichnung der einzelnen Organe wie Fig. 2. *G* Griffel. — *a* Primord der Außenreihe von rechts. *b* Primordien einer zweireihigen Schar, von vorn. *c* Darauf folgende Stadien beider Reihen, v. rechts. *d* Ebenso, Außenreihe, v. vorn. *e* Differenzierung der Hüllkreise. *f* Ebenso, im Schnitt, v. rechts, Innenreihe. *g*, *i* u. *k* Primordien, v. oben, vor Zusammenschluß der Kelchspitzen. *h* Ebenso, v. vorn und oben. *l* Knospe v. oben. *m* Knospe v. hinten, ca. $^{15}/_{1}$ n. Gr. *n*—*o* Ebenso, v. oben, nach Entfernung der Kelchspitzen. *p* etwas später, v. hinten, hintere Kelchteile entfernt. *q* etwas später, Schnitt fast in der Mediane. $r_1$ Knospe, v. hinten, ca. $^{12}/_{1}$ n. Gr. $r_2$ Ebenso, v. oben, geöffnet. *s* Ebenso, v. rechts, Kelch heruntergeschlagen. $t_{1-2}$ Innere Teile, v. hinten und v. links. *u* Ebenso, v. hinten. *v* Ebenso, v. rechts, mit asymmetrischem Griffel. *w* abnorme Griffelanlage. $x_1$ Griffel, Staminodium und med. Kronblatt, v. rechts. $x_2$ Dasselbe, v. vorn. *y* Schnitt durch ältere Knospe, fast in der Mediane.

scheint! Der Vergleich mit etwas späteren Stadien und das Studium der Schnitte führt mich zu der Ansicht, daß sich in diesem Falle nur die Abgrenzung gegen das Kronblatt hin, nicht

aber die eigentliche Anlage des medianen inneren Staubblattes verspäte, so daß beide Organe noch als eines erscheinen, wenn die seitlichen Staubblätter desselben Kreises schon ganz isoliert sind und daß dann erst verspätet die Abtrennung erfolgt und zwar so, daß das mediane, später meist rudimentäre Staubblatt eine fast ebenso große Anlage aufweist wie die Homologa (siehe Fig. 16 o, nach einer zwischen den Extremen vermittelnden Blüte), während das mediane Kronblatt meist deutlich größer (seltener fast nur so groß) ist als die seitlichen Kronblätter zur selben Zeit. Es handelt sich also zunächst nicht so sehr um eine Hemmung des Breitenwachstums als um eine Hemmung der Differenzierung resp. des Selbständigwerdens. — Die zeitliche Aufeinanderfolge der vier besprochenen Kreise ist ± gleichmäßig. Immerhin ist die Längenzunahme der Kelchblätter vom Auftauchen eines bestimmten Kreises bis zum Sichtbarwerden des folgenden inneren eine größere, je weiter innen der zugrunde gelegte Kreis sich befindet, d. h. (da ein anderes Kriterium fehlt — zu verwenden wäre eventuell noch die Zahl der zwischen zwei bestimmten Stadien einer Blüte resp. Organkreises zur linken Hand erfolgenden Neuanlagen von Blüten) die inneren Kreise brauchen zur Anlage mehr Zeit als die äußern. Nach Anlage des inneren Staubblattkreises scheint die weitere Entwicklung beinahe stillzustehen; denn während die Kelchblätter weiter wachsen bis zur Berührung der Ränder und Spitzen, ja sogar bis zur wechselseitigen Deckung (Fig. 16 l und m), ist von oben gesehen am Blütenbodengrunde in der Regel keine weitere Umbildung sichtbar. Selbst wenn man die oberen Teile schon geschlossener Blüten entfernt, bietet sich ungefähr derselbe Anblick.

Schon um diese Zeit, bei Beginn des Zusammenschlusses der Kelchspitzen oder bald darauf, seltener erst weit später (hier wie in allen übrigen Details der Ontogenie herrscht eine große Variabilität, die ja möglicherweise deswegen noch größer erscheint als bei anderen Pflanzen, weil es bei den Bananen relativ leicht ist, eine große Zahl von Blüten ähnlicher Stadien zu untersuchen) differenzieren sich die Kronblätter deutlich (Fig. 16 n u. o), indem die seitlichen zurückbleiben, da sie von den kräftig wachsenden Staubblattanlagen an den Kelch gepreßt und damit zusammengedrückt werden, da der Kelch infolge der engen Blütenstellung schon nicht mehr ausweichen kann. Auch das Staminodium (= medianes inneres Staubblatt) bleibt meist schon auf dieser Stufe zurück. Bei *Ensete I* ist der Unterschied freilich gering.

Die Fruchtblattanlagen erscheinen sehr verspätet, nach meinem Material erst nach Zusammenschluß der Kelchblätter, als drei kleine Höckerchen im Zentrum der Blüte, so daß der Innenraum derselben nun ganz ausgefüllt ist. Auf Schnitten (Fig. 16 q) ist ferner zu bemerken, daß sich der Raum innerhalb der Staubblätter etwas weitet und der zentralste Teil des Blütenbodens in die Tiefe sinkt, so daß eine unten etwas erweiterte schlauchförmige Höhlung entsteht. (Ursache ist auch hier ein Zurückbleiben der zentralsten Teile im Wachstum hinter den peripheren.) Ich muß

unentschieden lassen, ob es sich hier um die Anlage der Samenfächer durch späteres Zusammenschließen der Ränder der Fruchtblätter oder um Anlage der Honigdrüsen handelt.

### Zusammenfassung der Hauptergebnisse über das Primordium.

Bis zum Schluß der Kelchblätter bleibt die Anlage der Blüte von *M. Ensete* also meist nahezu, seltener sogar durchaus aktinomorph: Die Blütenhülle ist auf alle Fälle streng choripetal (d. h. bis zum oberen Ende des Fruchtknotens gespalten), auch die einzelnen Teile der inneren Kreise sind noch fast ganz gleich, trotz der späteren großen Differenzen; auch das regelmäßig abortierende, aber schon hier sehr variable Staminodium kommt in der Regel seinen Geschwisterorganen in allen Beziehungen noch fast gleich, soweit es sich vom medianen Kronblatt trennte. Die spätere Zygomorphie und die Sympetalie fehlen also erst ganz und sind später noch kaum angedeutet. Ferner ist die Trennung der Staubblätter in zwei Kreise nach Anlagezeit und Stellung eine sehr ausgesprochene im Gegensatz zu der späteren Vereinigung in einen Kreis. Anderseits ist aber der Kronblattkreis in seiner Gestalt den Staubblattanlagen noch zum Verwechseln ähnlich (Fig. 16 h), so daß es manchmal unmöglich ist, zu sagen, ob man ein künftiges Staub- oder Kronblatt vor sich habe, außer wenn man das normale Verhalten erwachsener Blüten entscheiden läßt. Die Kelchblätter sind dagegen von den Kronblättern deutlich verschieden und erinnern (s. ebenfalls Fig. 16 h, nach einer Blüte von *Ensete I*) sehr an jüngste Brakteenanlagen (!), mit denen sie erwachsen nach Wittmack im Querschnitt auch weit mehr übereinstimmen als mit den Kronblättern.

**Junge Knospen** (vor der zweiten Periode vorwiegenden Längenwachstums). Das Zusammenschließen der Kelchblätter erfolgt, wenn die Blüten noch nicht 1 mm Durchmesser erreicht haben. Die Blütenhülle hat dann ungefähr die Form eines Eies (Fig. 16 m). Basalwärts ist sie etwas verjüngt und geht in einen sich nach unten noch mehr verschmälernden, hinter der Blütenhülle an Länge wenig zurückstehenden Fruchtkoten über, der sein Wachstum dann aber rasch vorläufig einstellt. Die Kronblätter, die in frühen Stadien den Kelchblättern an Länge ungefähr gleich wurden (ebenso äußere Staubblätter, s. Fig. 16 h), sind im Wachstum um mehr als die Hälfte zurückgeblieben (Fig. 16 p u. q). Erst nach und nach, wenn die Blüte in allen Hauptpunkten die definitive Form erhalten hat und fast nur mehr in die Länge wächst (Fig. 16 y u. 17 b ff.) holen sie das Versäumte ein. Bemerkenswert ist, daß die Kronblätter im Längenwachstum nicht nur hinter den Kelchblättern, sondern auch hinter den äußeren und inneren Staubblättern, ja sogar hinter den Fruchtblättern ganz auffallend zurück-

bleiben, und zwar tun dies nicht nur die schon früh rudimentären seitlichen Kronblätter, sondern auch das mediane. Sie bilden dünnhäutige und — wie die anderen Organe zu dieser Zeit — farblose Läppchen. Das mediane ist immerhin stets breiter, z. T. auch länger als die seitlichen (Fig. 16s), bleibt aber doch meist kürzer als das Staminodium! Von der Achse her (resp. von hinten) sieht man daher in diesen Stadien (s. Fig. 16p, t, u) vor den seitlichen äußeren Staubblättern das kurze und breitdreieckige mediane Kronblatt, dahinter die Spitze des Staminodiums und zu innerst die Spitzen der drei Fruchtblätter (das vordere mediane ist in der Regel das längste!). Wittmack erwähnt, daß er bei nichtfruchtenden Blüten von *Ensete* gänzliches Fehlen der seitlichen Kronblätter konstatieren konnte. Ich habe mein Augenmerk besonders auf diesen Punkt gerichtet sowohl bei diesen jungen wie auch bei erwachsenen Blüten, habe aber sehr selten gänzlichen Mangel gefunden. Wo sie zu fehlen schienen, fanden sie sich bei sorgfältiger Prüfung in der Regel doch, entweder fester angepreßt als sonst oder besonders dünn entwickelt. Natürlich schwankt auch die Länge etwas. —

Die Staubblätter differenzieren sich nun deutlich von den Kronblättern, denen sie bis zum Zusammenschluß der Kelchspitzen in der Form auffallend glichen. Die ganze Anlage wandelt sich in zwei ditheke Antherenhälften (und Konnektiv). Vom Filament ist aber zunächst keine Spur zu sehen. Dieses tritt erst auf, wenn die Anthere ihre endgültige Länge erreicht hat. (Fig. 17, c u. d.) Das Längenwachstum des Staubblattes zerfällt also in zwei scharf getrennte Etappen: Bildung der Anthere, dann Bildung des (ungefähr ebenso langen) Filamentes. Die äußeren Staubblätter (die aber nunmehr mit den inneren in einem Kreis stehen) übertreffen die inneren an Größe etwas. Die Asymmetrie der Antheren der inneren seitlichen Blätter ist schon hier deutlich (Fig. 17d). Das Staminodium ist zwar ebenso breit bis $^1/_2$ so breit wie die anderen Staubblätter resp. Antheren, bleibt aber im Längenwachstum sehr zurück.

Relativ sehr variabel scheint bei diesen jungen Blüten die Fruchtblattlänge zu sein, sie variiert zwischen zirka $^2/_5$—$^2/_3$ der Antheren- resp. Staubblattlänge (Fig. 16t und u). Der Vollständigkeit halber erwähne ich hier noch, daß der Griffel im Wachstum dann immer mehr zurückbleibt und bei der erwachsenen nichtfruchtenden Blüte ausnahmslos höchstens noch die Länge der Filamente besitzt (in den unteren nichtfruchtenden Scharen war er einige Millimeter länger, indem er allmählich in den Griffel der Fruchtblüte übergeht.

**Mittelgrosse Knospen** (in der zweiten Periode vorwiegenden Längenwachstums). Fig. 17b. Über die Kelchblätter ist nichts zu bemerken, ebenso wenig über die Staubblätter und Fruchtblätter. Sie wachsen alle gleichmäßig weiter in die Länge, wobei freilich die äußeren Staubblätter die inneren stets etwas überragen, wie sie auch zuerst mit der Bildung des Filamentes beginnen, nachdem

die Anthere die definitive Länge fast erreicht hat. Auffallenderweise nimmt jetzt aber die Länge der seitlichen Kronblätter wieder stark zu, trotz ihrer bisherigen Verkümmerung, so daß diese das mediane nach und nach übertreffen, darauf streckt sich auch das mediane mehr. Später beschränkt letzteres das Längenwachstum aber auf eine schmale Spitze (bisher bildet es ein gleichschenkliges

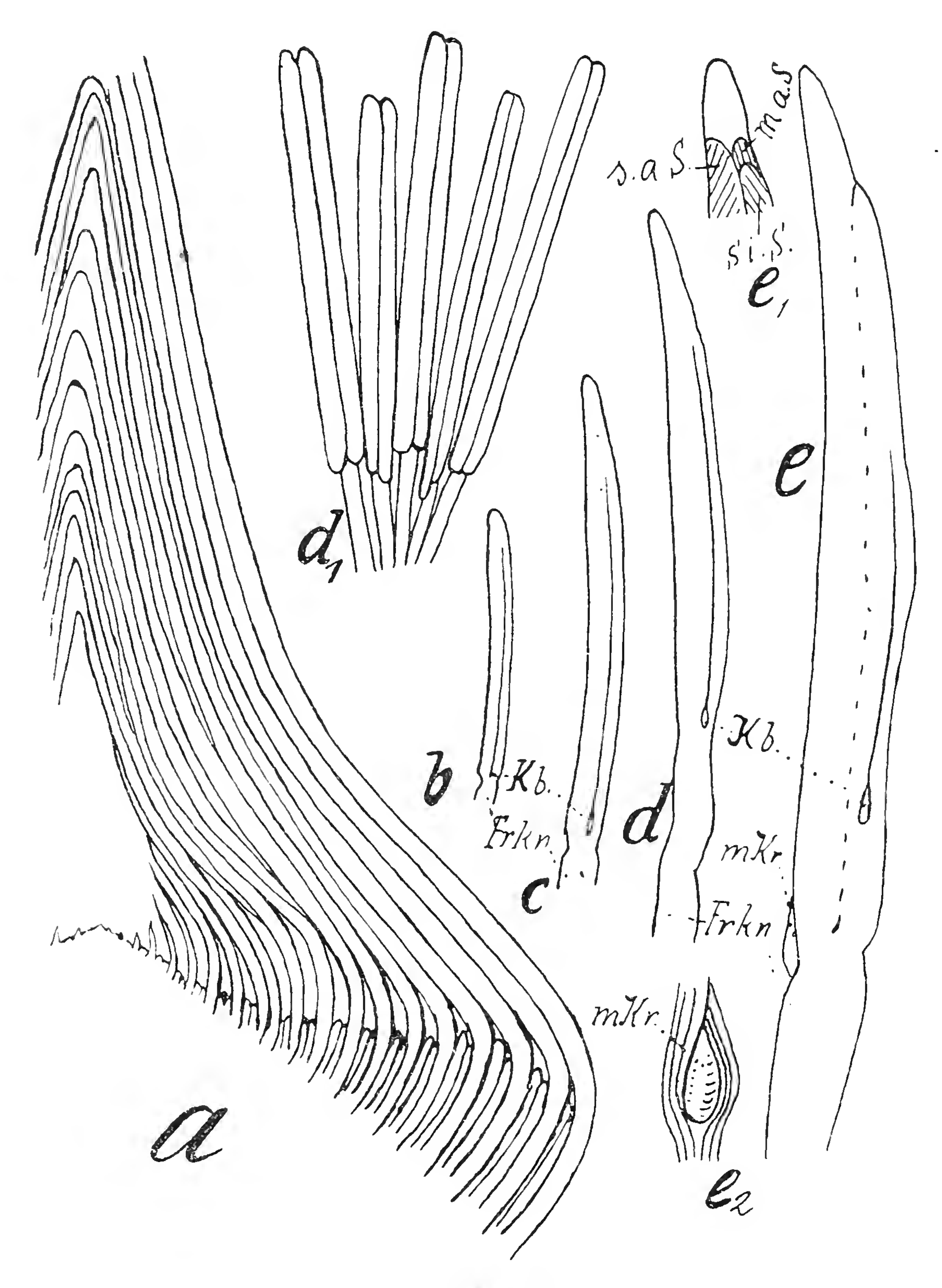



Fig. 17. *M. Ensete.*

*a* Schematisierter Schnitt durch die Infloreszenzknospe, unmittelbar vor dem Vegetationskegel, ca. $^4/_1$ nat. Gr. *b—c* Junge Knospen, noch ohne Filament ($1^1/_2$—$^2/_1$ nat. Größe.) *d—e* Ältere Knospen mit Filament ($1^1/_2$—$^2/_1$ nat. Gr.). $d_1$ Staubblätter aus *d*. Anthere ist ausgewachsen. $e_1$ Schnitt durch *e*. $e_2$ Vortreten des medianen Kronblattes. Bezeichnungen wie Fig. 2 etc.

Dreieck) und wächst ungefähr mit der unteren Hälfte in die Breite. Kurz vor der Anthese stellt jede Hälfte der Basis ein Trapez dar (etwa zweimal höher als breit). Die letzten Veränderungen bestehen darin, daß die Flügel noch mehr nach der Seite wachsen, sich runden, das ganze Organ sich verfestigt und versteift, und

daß der trapezförmige Unterteil ungefähr mit der Mitte der Oberkante zu sekundären Spitzen auswächst.

Für das Verständnis einiger Einzelheiten des Blütenbaues sind Beobachtungen auf Quer- und Längsschnitten der Blüten besonders späterer hierher gehöriger Stadien wichtig. Auf jüngeren Stadien, die noch keine Filamente zeigen, ist auf dem Querschnitt jedes Staubblatt ohne weiteres kenntlich, da es meist die Antheren der anderen nur stellenweise berührt. Später, Hand in Hand mit der Entwicklung des Anthereninnern, verschwinden die Zwischenräume, Anthere legt sich eng an Anthere, so daß auf dem Schnitt makroskopisch die Entscheidung schwer fällt, welche Fächer zusammengehören und welche nicht. In diesen Stadien beeinflussen die Staubblätter gegenseitig ihre Kontur. Dasselbe ist später bei den Filamenten der Fall; zunächst sind sie von oben bis unten $\pm$ rund-oval, dann werden sie, gegen das Aufblühen hin, immer stärker von der Umgebung beeinflußt, indem sie sich in den basalen Teilen (unter den seitlich vorstehenden Antheren sind sie vor Druck geschützt) seitlich abflachen und dabei den Blütenhüllen und Fruchtblättern eng anlegen. In den in Fig. 17 b u. c abgebildeten Stadien (die Krümmung ist durch die Brakteen, resp. den schmalen zur Verfügung stehenden Raum verursacht) reichen die Antheren vom Blütenboden bis zur Perigonspitze. Bald rufen die inneren Staubblätter, wie in den Zeichnungen Fig. 17 c—e u. $e_1$ angedeutet, unterhalb der Spitze des mehrblätterigen Hüllteiles eine kleine Ausbuchtung hervor.

**Letzte Perioden vor dem Aufblühen.** (Erstarkung aller Teile, zweite Periode deutlichen Breitenwachstums.) Fig. 17 d, e. Die Blüte wächst wieder deutlicher in die Breite und langsam in die Höhe. Die Staubblätter bleiben im Längenwachstum hinter der Hülle zurück, so daß über ihnen ein leerer Raum entsteht (Fig. 17 $e_1$, Längsschnitt). Dabei nimmt die Gesamtheit des Andrözeums nach und nach spitze Kegelform an, so daß das Andrözeum unten etwas breiter ist als oben. Die anfangs schwachen Filamente erstarken und stoßen damit die Antheren wie einen Keil in die Blütenhülle hinein. Da aber die Ränder der Kelch- und Kronblätter schon fest zusammenhängen, erfolgt durch diesen Stoß nicht ein Öffnen, sondern nur eine leicht sichtbare starke Streckung der Hülle, die die inneren Organe früher nur lose umgab. Durch das Breitenwachstum der Antheren wird die Hülle auch in diesen Richtungen aufs stärkste gedehnt. Die seitlichen echten Kelchbuchten, die bisher am oberen Rande des Fruchtknotens waren, fangen an langsam höher zu wandern, d. h. es bildet sich die gemeinsame basale Zone für die Kelchblätter und die seitlichen Kronblätter (Fig. 17 d).

Die Dehnung der Hülle durch den Druck der inneren Teile läßt sich leicht dadurch sichtbar machen, daß man eine Blüte quer durchschneidet, aus dem einen Teil die inneren Organe entleert und ihn dann wieder auf den anderen Teil in natürlicher Stellung aufsetzt: es zeigt sich deutliche Kontraktion des entleerten Teiles. Noch deutlicher ist sie bei geöffneten Blüten sichtbar, indem das

Perigon (nach Möglichkeit wieder gestreckt) einer geöffneten Blüte (Fig. 7 a und Fig. 18 b u. d) mehrere Millimeter kürzer ist als die Staubblätter, die es vorher umschlossen hat, und die inzwischen nicht gewachsen sind, wie eine Messung (Vergleich mit ungeöffneten Blüten) sofort zeigt.

Die Blütenhülle, die allseitig, auch in der später offenen Mediane, geschlossen ist, bietet also nach den auf den letzten Seiten mitgeteilten Befunden, infolge des Aneinanderhaftens der Ränder, der Längen- und Breitenentwicklung der Staubblätter (und damit auch des Griffels) einen beträchtlichen Widerstand, der durch die dichte Stellung der Blüten und das früher erwähnte feste Aneinanderhaften der Brakteen wesentlich erhöht wird.

Es liegt nahe, das **Aneinanderhaften der Kelch- und Kronblätter** mit dem der **Brakteen** zusammenzubringen. Daß die letzteren, trotzdem sich der Schwerpunkt weit außerhalb der sichelförmigen Unterstützungsfläche befindet, so eng aneinanderliegen, ist nicht nur durch die Verbindung der Brakteen mit der Achse, resp. die Festigkeit dieser Teile bedingt, sondern vielmehr auch durch die zwischen den Oberflächen befindliche Feuchtigkeit und vielleicht noch mehr durch den Überdruck der den Kolben umgebenden Atmosphäre. Daß nicht die Festigkeit der Gewebe an der Haltung schuld ist, wird dadurch zur Genüge bewiesen, daß sie im normalen Verlauf des Blühens immer mehr von der Achse abstehen und daß sie, vom Infloreszenzkolben gewaltsam (ohne Verletzung an der Basis) losgelöst, nicht mehr in die ursprüngliche Stellung zurückkehren, sondern, freigelassen, ebenfalls abstehen und mit der Zeit immer mehr nach außen neigen. Die Erstarkung der Blüten, besonders des Fruchtknotens kurz vor dem Öffnen, der kräftige Druck, den sie dabei nahe der Insertion, also am günstigsten Punkte ausüben, trägt gewiß das seinige zu dem normalen Abheben jeder Braktee bei. (Über den Verlauf dieses Vorganges bei hängender Infloreszenz s. Knuth für *M. textilis.* Hier spielen statt dem Gewicht andere Faktoren die Hauptrolle, vor allem wohl ungleiches Wachstum und ungleiche Entwicklung etc. der Außen- und Innenseite der Brakteenbasis.) — Für die Erklärung des Aneinanderhaftens der Ränder der Blütenhüllblätter vor dem Aufblühen können jedoch die genannten Faktoren nicht in Betracht kommen, da sie in diesen Fällen auf dünnen Schnitten unter dem Mikroskop ohne weiteres als getrennte Bestandteile zu erkennen wären, was aber nicht überall der Fall ist. Andererseits sind die einzelnen Blätter auch nicht in der Weise verwachsen, daß die Zellen mit ihren Spitzen ineinander verzahnt sind, wie dies unter den verschiedenen Schichten ein und desselben Organs der Fall ist, sondern es läßt sich stets eine deutliche Grenze zwischen zwei Blättern erkennen, derart, daß die peripheren Schichten zweier sich berührender Organe flach aneinander liegen, sich geradlinig begrenzte Zellseiten zukehrend[1]), und daß die Zellumina zweier

---

[1]) Die Epidermiszellen unterscheiden sich durch fünfeckigen Querschnitt deutlich von den andern ± sechseckigen parenchymatischen Blattzellen. Auch damit ist ohne weiteres ersichtlich, zu welchem Blatt jede einzelne Zelle gehört.

Blätter durch eine etwas breitere Wand getrennt sind als zwei benachbarte Zellen ein und desselben Blattes. Eine Kutikula oder eine ähnliche Oberflächenbildung oder die Entwicklung einer besonderen trennenden Schicht oder einer Grenzlinie habe ich aber (auf diesem Stadium!) nie gefunden. Eine Oberflächenzelle eines Blattes ist also, abgesehen von der Dicke der Wandung und der Art der Aneinanderreihung, mit den Nachbarzellen des anliegenden Blattes (in den Regionen stärksten Aneinanderhaftens) ebenso eng verbunden wie mit den ihr benachbarten Zellen des Blattes, dem sie angehört. In diesem Sinne sind die Organe auch verwachsen. (Daß es sich um eine nachträgliche Vereinigung handelt, zeigt die Ontogenie.) Auf Schnitten durch Regionen, wo sich die Blattränder zu lösen beginnen oder fast gelöst haben, ist nie eine zerrissene Zelle zu finden, was ebenfalls gegen eine echte Verwachsung spricht. Doch glaubte ich in der Fortsetzung der Trennungsrichtung zwischen den beiden Zellschichten in der Mitte der Wandung in solchen Präparaten eine dünne Mittelschicht resp. Linie zu erkennen. Die erwähnten Umstände veranlaßten mich, dem Beispiel Wittmacks folgend, von einer Verklebung zu sprechen. Den Vorgang denke ich mir so: in noch jugendlichem Stadium, wo jede Zelle sich wohl noch weiter teilt, das Wachstum also nicht ein beschränktes, sondern noch ein allgemeines ist,[1]) legen sich die Blütenhüllblätter in ihrer ganzen Länge aneinander. Die Oberflächenzellen, die anfangs nach außen keinen mechanischen Widerstand finden, geraten aber infolge der dichten Stellung der Blüten etc. bald in ebenso engen Kontakt mit den Zellen anderer, bisher ohne jeden Kontakt neben ihnen wachsenden Organe als mit den Nachbarzellen ihres Blattes. Die noch ganz plastischen Zellhäute schmiegen sich eng aneinander an, um so fester, je stärker der Druck ist (wie ein Vergleich an Schnitten aus Regionen verschiedenen Druckes zeigt) und haften, sei es durch die Adhäsionskraft der Feuchtigkeit der Wandungen oder aus einem anderem Grunde, aneinander.

### 4. Das Öffnen der nichtfruchtenden Blüte von Musa Ensete.

Bei normalen Verhältnissen erfolgt das Öffnen der Blüte in der Weise daß sich zunächst an der Basis (Fig. 17 e u. $e_2$) vor dem medianen Kronblatt die Kelchblätter etwas voneinander entfernen, indem das mediane Kronblatt besonders median und unmittelbar über der Insertion sich verstärkt und das ganze Gebilde gegenüber dem vorherigen häutigen schlaffen Bau junger Organe ungemein kräftig wird. Es bilden sich nämlich tonnenförmige Kollenchymzellen in seiner Basis (zudem beginnt sich eine leichte Rotfärbung zu zeigen). Ein Wachsen nach oben ist für dies Organ aber unmöglich, weil es zwischen Antheren und Hülle an Raum fehlt (excl. genau in der Mediane, vor dem Staminodium). Dagegen ist das Wachstum nach den Seiten ungehemmt, da die seitlichen Filamente zunächst noch von dem mehrblätterigen Hüllteil abstehen. Zu gleicher Zeit mit dem medianen Kronblatt erstarken nun auch die Filamente, die noch zirka 5 Brakteen über einer Schar, deren

[1]) Es findet noch lange Vergrößerung in allen Dimensionen statt.

Blüten sich eben öffnen, nicht einmal imstande sind, das Gewicht der Anthere zu tragen; denn sobald man die alles zusammenhaltende Hülle entfernt, neigen sich die Staubblätter auseinander. Einem weiteren Längenwachstum der Filamente treten nun die erwähnten Schwierigkeiten entgegen, daß nämlich die Hülle nicht mehr wächst, wohl aber die Antheren — und zwar stärker im unteren Teil — sich in die Breite zu entwickeln beginnen (in die Länge wachsen sie, wie schon erwähnt, fast nicht mehr vom Moment an, wo das Filament sich zu zeigen beginnt). So lange das Breitenwachstum des unteren Teiles fehlte, glitten sie natürlich, als ein Stab von überall gleichem Querschnitt, relativ leicht durch die allseitig geschlossene, von den fest verklebten, ursprünglich aber freien Kelchteilen gebildete Röhre; bei der neu entstehenden Form und der Unfähigkeit der Hülle, sich ihr rasch anzupassen, kommt diese Aufwärtsbewegung durch Schub natürlich zum Stillstand und zwar zu einer Zeit, wo die Spitzen zirka 3—5 mm unterhalb der Spitze der Blütenhülle sind (Fig. 17 $e_1$). Die Kräftigung der Filamente, die nun eintritt, zeigt sich in etwas größerem Querschnitt, gegenseitiger Beeinflussung der Kontur durch zu nahe Stellung und vor allem, wie oben bemerkt, dadurch, daß nach Entfernen der Hülle die Staubblätter ihre Stellung genau beibehalten und die Antheren nicht mehr nach außen neigen. Zugleich zeigt sich rein weiße Färbung der Filamente (und Rötung unterhalb der Anthere). Das noch weiter dauernde Längenwachstum der Filamente bedingt nun zunächst ein geringfügiges Weiterschieben der Antheren, vor allem aber infolge der Hemmung des Vordringens durch die zu enge Hülle eine leise Krümmung der Filamente (wie sie sich bei *Phyteuma* am Ende sehr ausgeprägt zeigt). Nach dem (± keilförmigen) Querschnitt und der Gruppierung ist natürlich nur eine Krümmung nach außen, nach der Hülle zu, möglich. Auch die Stelle der Krümmung ist mechanisch gegeben, indem eine Lageveränderung an der Insertion sowie der Antheren und der oberen Filamentteile als Fortsetzung des Konnektivs unmöglich ist. Die stärkste Lageveränderung findet also zirka im unteren Drittel der Filamente statt. (Fig. 7 a—c gibt eine getreue Darstellung der definitiven Form der Filamente von der Seite und von hinten.) Eine Konturänderung der Knospe ist die Folge. Die Knospe scheint sich über dem Blütenboden zu weiten, so daß die Einschnürung unterhalb der Antheren (Fig. 17 e im Gegensatz zu Fig. 17 d) verschwindet. Der von den Filamenten auf die Hülle ausgeübte Druck macht sich in der Höhe der echten Kelchbuchten am meisten geltend. An dieser Stelle haften die Blätter nie aneinander, oberhalb davon nur lose. (Genaueres hierüber später bei der Beschreibung der einzelnen Organe.) Der Filamentdruck bewirkt also an dieser Stelle leicht, daß die Kelchblätter sich voneinander abheben und auseinandertreten, so daß die Kelchbucht immer deutlicher wird. Von besonderer Wichtigkeit ist nun aber der Umstand, daß die Blüte oberhalb des Blütenbodens eine leise Verschiebung aus der ursprünglichen Achse erhält, indem sie durch das stärkere Wachstum der auf derselben Dreierzeile folgenden

Braktee nach außen gedrückt wird. Der Druck von dieser Seite her ist, nach der Stärke der Beeinflussung der Kontur geschätzt, der stärkste aller mechanischen Faktoren. (Er ist vielleicht auch in hohem Maße mit schuld am Abort des 6. Staubblattes.) Das mediane Kronblatt vermag diesem Druck relativ gut zu widerstehen, da es unmittelbar über der Basis stark nach außen (vom Zentrum der Blüte weg) gebogen ist und eine breite sichelförmige Insertion besitzt, vor allem auch an der Basis am festesten gebaut ist; zudem wird es darin durch die Filamente der äußeren Staubblätter, die sich median nähern, unterstützt. Damit sind die mechanischen Bedingungen dafür gegeben, daß sich die Kelchblätter, die von der Anlage an unmittelbar über dem Blütenboden nicht zur Deckung kamen, in der Mediane nach oben etwas mehr voneinander lösen, so daß das mediane Kronblatt deutlich zwischen ihnen sichtbar wird und nach und nach mit gewölbter Basis heraustritt (Fig. 17, e u. $e_2$ und Fig. 18 a). Mit dem Wachstum von Filament und Lippe schreitet die Lockerung des mehrblätterigen Hüllteiles nach oben vor; damit wird auch ein weiteres Emporschieben der Antheren bis in die Spitze der Hülle möglich, so daß auch auf die zusammenhaftenden Spitzen der Kelchblätter ein Druck ausgeübt wird, dem meist rasch ein Auseinanderneigen folgt, so daß die obersten Teile der Antheren sichtbar werden (Fig. 18 a). Die völlige Sprengung der Hülle wird durch das weitere Längenwachstum der Filamente, wohl aber mehr noch durch die Ausbildung des Pollens (die von unten nach oben vorschreitet) und die damit gegebene Verstärkung des von innen nach außen gerichteten Druckes (eventuell durch die Volumenzunahme beim Austreiben des Pollens) bedingt. Daß aber die Kelchblätter sich nicht allseitig trennen, sondern meist nur median, dürfte der besonderen Form des medianen Kronblattes, resp. seiner schmalen federnden Spitze, zuzuschreiben sein, die wie ein Federmesser auf die daraufgedrückten hinteren Kelchblätter wirkt und damit das Öffnen an dieser Stelle hervorruft. Nachdem die beengende Blütenhülle so gesprengt ist (natürlich muß sich, um alles dies zu ermöglichen, vorher die Braktee etwas nach außen neigen), kontrahiert sie sich in der Länge sofort um einige Millimeter (Fig. 18 b u. d) und ebenso in der Breite, so daß es ohne Kenntnis der geschilderten Vorgänge unbegreiflich wäre, wie die Staubblätter vorher darin Platz fanden. Indem die vorher stärker gedehnten äußeren Partien sich mehr zusammenziehen als die inneren Schichten, rollt sich der mehrblätterige Hüllteil $\pm$ ein. Die bisher eng zusammengepreßten Antheren treten nun etwas auseinander (Fig. 18 b u. c), so daß der Pollen aus den geöffneten Fächern nach der Mitte entleert werden kann und der Zugang zu der Honighöhle geöffnet ist. Da die Pollenmassen aller Antheren (und damit auch diese) meist infolge ihrer großen Klebrigkeit (resp. der der Pollenschläuche) zusammenhängen, bilden die Staubblätter eine Halbröhre, indem der Zusammenhang unter den das Staminodium flankierenden Staubblättern kein so enger ist wie mit den übrigen Organen. Bei *Ensete II,* bei der der Pollen nicht schon in der Anthere austrieb, traten die Staubblätter ziemlich weit auseinander.

Fig. 18e u. f zeigt abnorm geöffnete Blüten. In Fig. f ist die Sprengung der Spitze nicht gelungen, die Antherenspitzen bleiben eingeschlossen. Die Blüte hat sich aber im übrigen nach der Norm in der Mediane geöffnet. Die Differenz in der definitiven Länge der Hülle und der Staubblätter ist dadurch sehr deutlich demonstriert. Fig. 18e zeigt, daß die Vereinigung der Kelchblätter in der Mediane auch gelegentlich so fest ist, daß ein Öffnen hier nicht erfolgen kann; es lösen sich dann die Ränder über einer (aber nicht beiden!) seitlichen Bucht auseinander. Es kann übrigens auch vorkommen, daß die Hülle quer durchgerissen wird, wie dies Fig. 18c zeigt.

Die Stellung, in der die Ränder (in der Mediane) sich zuletzt lösen, wechselt natürlich etwas; tiefer als in Fig. 18b dürfte sie

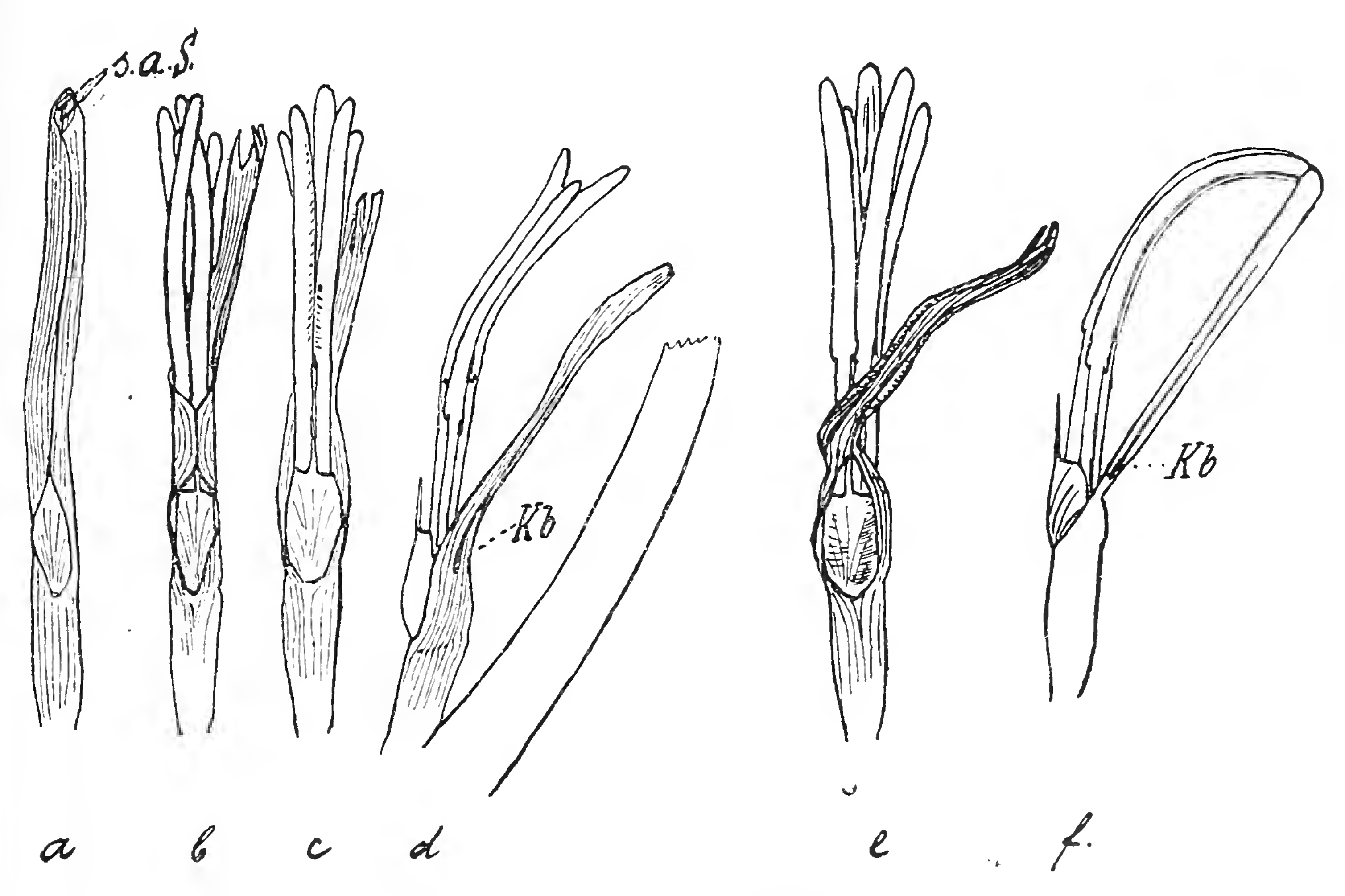



Fig. 18. Öffnen der Blüte von *M. Ensete.* ca. $^3/_4$ nat. Gr.

*a—d* Blüten von Schar 52. *a* Blüte 17, *b* Blüte 11, *c* Blüte 4, *d* Blüte 3. *a, b* u. *d* normaler Vorgang. *c* Zerreißen der Hüllenspitze. *e* Die medianen hinteren Ränder bleiben verklebt, das Öffnen erfolgt über einer seitlichen Kelchbucht. *f* Die Kelchspitzen bleiben verklebt.

selten liegen, meist dagegen höher. Die Blüten Fig. 18a—c stammen übrigens aus der Innenreihe derselben Schar, Fig. a als jüngstes Stadium stand am weitesten links, Fig. c als ältestes am weitesten rechts.

## 5. Öffnen der Blüte in den anderen Sektionen und ausserhalb des Genus Musa.

Leichter als bei obiger Spezies erfolgt das Öffnen bei den Angehörigen der anderen Sektionen, da bei diesen die Kelchränder in der Mediane nie fest oder (bei der *Zürcher Rhodochlamydee*)

gar nicht zusammenhaften. Bei anderen Musazeen tritt eine Steigerung der Schwierigkeiten ein, indem bei *Ravenala madagascariensis* — die in fast allen Richtungen noch primitiver ist als *M. Ensete!* — die Sexualorgane nicht aus eigener Kraft die Hülle sprengen können, sondern erst bei Gelegenheit eines Anstoßes von außen (durch einen Blütenbestäuber), unter explosionsartiger Entladung des Pollens. Auch für *Heliconia* gilt ähnliches (s. für beide Schumann, Mus. S. 9 und Knuth.

## 6. Ontogenie der Blüte von Eumuseen und Rhodochlamydeen (Literaturrésumé).

Die Entwicklung der Blüte von *Eumuseen* und *Rhodochlamydeen* ist von mehreren Forschern studiert worden. Ihre Ausführungen zeigen z. T. infolge verschiedener Ausdrucksweise mehr Differenzen als ihre Abbildungen, besonders auch da, wo sie Exemplare derselben Art, nämlich *M. paradisiaca* L. oder *M. (paradisiaca* subspecies) *sapientum* (O.) untersuchten (Crüger; Schacht S. 137; Schumann, Morph. Stud. II. S. 226). Über andere Arten des Subgenus *Eumusa* fand ich keine Angaben. Von den *Rhodochlamydeen* liegt eine kurze Notiz über *M. rosacea* von Crüger und eine einläßliche Darstellung über *M. coccinea* durch Payer vor.

Bei *M. paradisiaca* und ihrer Subspezies *sapientum* entsteht nach aller Angabe zunächst ein (je nach der Reihe) 5—6 eckiges etwas plattgedrücktes Köpfchen. Crüger beobachtete darauf die Bildung zweier Rinnen, die erste ist axoskop („Art von Furche oder sehr durchsichtige Linie“, ihre Bedeutung ist mir nicht klar), die zweite geht ringsherum, beginnt aber phylloskop; außerhalb entsteht der mehrblätterige Hüllteil, innerhalb das mediane Kronblatt und die übrigen Organe. Staubblätter und „inneres Perigonblatt“ bilden sich aus „der inneren Masse“ auf einmal. Sehr spät erscheint das Pistill.

Nach Schacht legen sich alle sechs Staubblätter gleichzeitig an. Nach seinen Zeichnungen ist das sechste anfangs so groß wie die anderen, bleibt dann aber in der Entwicklung zurück, wenn die Karpelle zusammenschließen und die seitlichen Kronblätter deutlich sich mit den Kelchblättern vereinigen.

Nach Schumann vertieft sich wie bei *M. paradisiaca* das zwischen den Krenaturen entstehende Primord und wird zu einer flachen Schüssel. Es bildet sich ein etwas erhabener Rand, aus dem sich die 3 Phyllome entwickeln. Die hinteren Blätter scheinen rascher zu wachsen als das vordere (ebenso Payer für *coccinea*). Das sechste Staubblatt legt sich nach ihm gar nicht an. (Wie an anderer Stelle erwähnt, finden sich erwachsene Blüten mit rudimentärem sechsten Staubblatt bei dieser Art nach Werth, während sie meist fehlen. Die Angaben der beiden Autoren dürften also richtig sein.)

Der wesentliche Unterschied im Verhalten der Anlage gegenüber *Ensete* ergibt sich am besten aus den Zeichnungen und Beschreibungen Crügers. Er besteht darin, daß sich die seitlichen Kronblätter rasch nach dem Auftreten in der Form von den Staubblättern unterscheiden, gleich den Kelchblättern mehr in die Breite wachsen und sich viel enger in die Lücken zwischen ihnen schmiegen. Sie scheinen infolgedessen früh durch eine vertiefte Zone von den Staubblättern und dem medianen Kronblatt getrennt, so daß sie nur nach Vergleich mit den späteren Stadien resp. Vergleich mit dem Diagramm einer aktinomorphen

Blüte als Homologa letzteren Organes erkannt werden können, ohne dies aber eher als verkümmerte Kelchblätter angesehen würden. Übrigens entstehen nach den zitierten Autoren im Grunde genommen zuerst nicht die einzelnen Phyllome, sondern — noch vor der Entstehung der Kelchblätter — ein ringsherum gehender, hinten offener Wulst, der sich deutlich nach innen abgrenzt und die Anlage der gemeinsamen basalen (bei *Ensete* ja nur schwach entwickelten, erst lange nach der Entstehung der Filamente deutlich werdenden) Wachstumszone, der Perigonröhre darstellt.

## 7. M. Cavendishii.

Ein Bild über die Details der weiteren Entwicklung läßt sich aus der Literatur nicht gewinnen. Nach meinen Beobachtungen an *M. Cavendishii* („neutrale" Blüten!) verläuft sie aber einfacher als bei *Ensete*, indem die Staubblätter aus irgend einem Grunde (Abort des Pollens? Geringes Längenwachstum?) nie einen starken Druck auf die Hülle ausüben und so das Wachstum der inneren Kronblätter nie gehemmt wird außer durch die Kelchblätter. Ebenso ist das Aneinanderhaften der medianen Ränder des mehrblätterigen Hüllteiles kein sehr festes. Die Staubblätter zeigen ein ähnliches Verhalten im Längenwachstum wie bei *Ensete*, doch erreichen ihre Spitzen nie diejenigen der Hülle, auf keinen Fall findet eine Streckung derselben und nach dem Öffnen eine Kontraktion statt. Das Perigonium zeigt auch kein seitliches Einrollen. Mein in Alkohol konserviertes Material gestattete keine weiteren Beobachtungen über Vorgang und Ursache des Öffnens.

## 8. Zürcher Rhodochlamydee (= M. rosacea?).

Die *Rhodochlamydeen* zeigen (trotz der Seite 319 erwähnten Unterschiede an den beiden Infloreszenzen der Zürcherpflanze) insoweit einheitliche Entwicklung, als sämtliche Hüllblätter ziemlich gleichzeitig auftreten (so schon von Crüger für *rosacea* hervorgehoben). Das jüngste Primord, das ich bei Infl. I sah, war ein kurzes, nicht schräg abgeflachtes Säulchen (die Brakteenprimordien sind bei dieser Art im Vergleich zum dahinterstehenden Blütenprimord viel kleiner als bei *Ensete!*) mit zentraler Vertiefung (ungefähr von der Breite des halben Durchmessers der Primorddeckfläche, Fig. 15a). Am äußersten Rand des peripheren Wulstes erheben sich nun gleichzeitig die fünf Anlagen des mehrblätterigen Hüllteiles (Fig. 15 $b_1$; so meist bei Infl. I), eventuell mit ihnen die des medianen Kronblattes (Fig. 15 $b_2$ u. c, zumeist bei Infl. II). Alle Organe haben in der Regel durchaus gleiche Stellung, keins steht weiter innen als das andere. Auch hier habe ich keine zeitlichen Differenzen im Auftreten gefunden (bei *coccinea* treten die hinteren Organe vor den vorderen auf nach Payer); doch sind die seitlichen Kronblätter schon in der Anlage kleiner. Bei Infl. II fand ich eine Andeutung des Entstehens in zwei Kreisen, indem

der Fuß der Kronblätter innerhalb der Kelchblätter flach verlief und damit diese Organe von den noch zentraleren Teilen abgrenzte (Fig. 15 $b_2$, vergl. damit 16 e). Auch die Staubblätter scheinen alle gleichzeitig aufzutreten (im Gegensatz zu *Ensete*), da ich nie nur Anlagen des äußeren Kreises, sondern stets auch ungefähr gleichgroße des inneren bemerkte (Fig. 15 d). Doch ist hieran vielleicht die Spärlichkeit des Materials schuld, die infolge der geringen Zahl von Blüten in jeder Braktee keine lückenlose Verfolgung der Ontogenie gestattete. Bei Infl. I fehlte die Anlage des sechsten Staubblattes meist, relativ weniger häufig beim zweiten Exemplar. (Bei den drei Primordien von entsprechendem Stadium war sie hier in zweien vorhanden!) Über die Anlage der Fruchtblätter wie über andere Punkte konnte ich keine Beobachtungen machen. Alles, was ich noch mitteilen kann, besteht darin, daß die Staubblattanlagen nicht so groß werden wie die der Hüllblätter und sich wieder durch runden Querschnitt (resp. halbkugelige Form) von diesen unterscheiden, und daß ferner die Organe des mehrblätterigen Hüllteils von Anfang an eine deutliche interkalare Wachstumszone zeigen, sich über die Staubblattanlagen neigen und daß diese interkalare Zone viel stärker wächst als die eigentlichen freien Blattenden, so daß diese stets als kleine Zipfel aufgesetzt erscheinen, die zudem an Größe relativ immer mehr zurücktreten. Die Anthere wächst wieder zur vollen Länge heran, bevor sich eine Spur des Filamentes bildet; die des äußeren Kreises sind stets größer, da sich ihr Filament auch zuerst anlegt. Die Hülle hindert die Entwicklung der inneren Organe in keiner Weise, weder durch Hemmung des Längenwachstums (die Staubblätter reichen kaum zu den Kelchbuchten empor!), noch durch Zusammenpressen, da die medianen Ränder des mehrblätterigen Hüllteiles nicht aneinander haften. Es findet damit auch nie eine Beeinflussung der Konturen statt, weder der Hülle noch des Andro- oder Gynözeums. Auch der Einfluß der Braktee auf die ersten Stadien der Blüte ist wegen des häutigen Baues und relativ geringer Größe der Tragblätter sehr klein. Erst relativ spät legen sich ihre oberen Partien und Ränder an die benachbarten Brakteen an und üben so wohl nach und nach noch einen kleinen Druck auf die Blüte aus, der aber nicht mehr imstande ist, den Bau derselben zu beeinflussen.

## 9. **Vergleich von Ensete und Zürcher Rhodochlamydee (= M. rosacea?) Infl. I.**

Zum Schlusse gebe ich eine Übersicht über die hauptsächlichsten Differenzen in Anlage und Entwicklung von *M. Ensete* und der *Zürcher Rhodochlamydee*, insbesondere der I. Infloreszenz als derjenigen mit normaler Entwicklung. Über *M. Cavendishii* werde ich am Ende einige Bemerkungen beifügen, die dartun sollen, daß sie zwischen beiden steht, doch immerhin viel näher der letzteren als *M. Ensete,* wie aus dem früher Gesagten ersichtlich ist.

| *M. Ensete.* | *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*). |
| --- | --- |
| Eine Abnahme der Zahl der Blüten pro Schar ist nicht oder erst nach langem Blühen konstatierbar. | Die Zahl der Blüten pro Schar ist am größten in der Nähe der Grenze der beiden Hauptblütentypen und nimmt nach oben bald deutlich ab. |
| Jeder innere Kreis legt sich deutlich später an als der nächst äußere. | Kelch- und Kronblätter legen sich ganz oder fast synchron an, ebenso wahrscheinlich die beiden Staubblattkreise. |
| Die Anlage ist durchaus aktinomorph. | Schon die erste Anlage ist zygomorph; doch ist die Zygomorphie oft (besonders in den Staubblattkreisen) weniger ausgeprägt als später. |
| Der Kelchblattkreis zeigt erst sehr spät eine Differenzierung der Organe und Zygomorphie durch Ausbleiben der Perigonröhrenbildung in der Mediane hinten. — Alle Ränder haften später ziemlich gleichstark aneinander. Die Verklebung ist am stärksten, wo die Pressung am stärksten ist. | Der Kelchblattkreis zeigt schon beim ersten Auftreten Zygomorphie durch sofortige Bildung der median hinten offenen Perigonröhre. Die medianen Ränder haften nie zusammen. |
| Die Kronblätter zeigen Zygomorphie ungefähr zur Zeit des Zusammenschließens des Kelches. | Die Kronblätter sind vom ersten Auftreten an stark zygomorph. |
| Das mediane innere Staubblatt legt sich wohl ausnahmslos an, ist oft noch fertil, besitzt meist deutlich ditheke Antheren und Filament, fehlt selten. | Das mediane innere Staubblatt legt sich oft sehr selten an, fehlt der fertigen Blüte meist, ist sehr selten fertil. |
| Der Öffnungsmechanismus ergibt sich aus der Betrachtung der räumlichen Verhältnisse. | Die Blüte ist überhaupt nie ganz geschlossen. Ein Öffnungsmechanismus fehlt. |
| Die Blüte erfährt von der Anlage bis zur Anthese weitgehende Änderungen im Diagramm. Sie ist anfangs aktinomorph und choripetal, später meist zygomorph, mit Verwachsung von Hüllblättern. | Schon die Anlage ist zygomorph und syntepal. Die ausgewachsene Blüte zeigt im Diagramm keine wesentlichen Unterschiede außer durch die Unterdrückung des medianen inneren Staubblattes. Die Ausgangsform, der monokotyle Bautypus, ist aus ihr allein fast nicht zu erkennen. Die Formel des ersten Anblicks ist $K_1 C_1 A_5 G_3$. |

Alle Abweichungen von der Anlage und vom normalen Monokotylendiagramm sind aus den räumlichen Wachstumsverhältnissen zu erklären.

Die Abweichungen vom Normaldiagramm sind aus den heutigen Verhältnissen absolut unerklärlich, die Abweichungen von *Musa Ensete* sind durch geringere Primordgröße (im Vergleich zur Größe der Kelch- etc. Blattanlage) und geringe Wachstumshemmung durch Fehlen der Verklebung der Hüllblattränder leicht verständlich.

*Musa Cavendishii* steht in der Mitte zwischen beiden nach dem Verhalten der Blütenzahl pro Braktee (große Zahl, aber frühe Abnahme derselben), freie Hüllblatteile von ähnlicher Länge wie Perigonröhre, schwaches Zusammenhaften der medianen Kelchränder und schwache Hemmung der Entwicklung der inneren Organe.

#### 10. Das Biogenetische Grundgesetz und die Bananenblüte.

Es scheint nicht überflüssig, die hohe allgemeine Bedeutung der Resultate dieses Vergleiches nachdrücklichst hervorzuheben, zeigt er doch aufs deutlichste, daß bei der Bananenblüte in Jugendstadien Zustände auftreten, die zweifellos primitiver sind als der fertige Zustand: Anlage eines vollständigen Andrözeums mit nachträglicher, mit der Spezialisation aber immer stärkerer Reduktion; chorisepale Anlage (mit Ausschluß höchstspezialisierter Arten, aber auch dort ± deutlich unter günstigen Umständen) und ausnahmslose Kelchblattverwachsung auf späteren Stadien; aktinomorphe Anlage und spätere extreme Zygomorphie etc. etc. Es gilt also das biogenetische Grundgesetz zweifellos auch für die Bananenblüte und für die Blüte überhaupt; denn ähnliche Tatsachen sind schon von anderer Seite veröffentlicht worden, wenn auch z. T. nicht unter diesem Gesichtspunkt. Payers Ontogénie de la fleur bietet leicht ersichtliche Beispiele. Ferner siehe Göbels Organographie; Hugo de Vries, Mutationstheorie; Uexküll-Gyllenband (Anlage von Staubblättern in später rein weiblichen Kompositenblüten) etc. etc. — Schon an anderen Stellen habe ich Tatsachen mitgeteilt, die für die Geltung dieses Gesetzes auch außerhalb der Blüte Belege bringen (II. Teil. *Zürcher Rhodochlamydee* etc., Blattform, Nervatur).

# VI. Teil:

# Bau und Stellung der einzelnen Organe der Blüte.

## A. Die Blütenhülle.

### 1. Der mehrblätterige Hüllteil als Ganzes.

Rekapitulation: Im ersten Teil dieser Arbeit wurde darauf hingewiesen, daß die Blütenhülle aus zwei sich immer schärfer unterscheidenden

Teilen besteht. Der äußere Teil wird, wie auch aus den Angaben über die Ontogenie ersichtlich ist, stets von den drei Kelchblättern und den zwei seitlichen (vorderen) Kronblättern gebildet. Die verschiedenen für ihn benutzten Namen sind in Fig. 2 zusammengestellt. Ich nenne diesen äußeren Teil seiner Verwachsung wegen mehrblätterigen Hüllteil. Der zweite und innere Teil besteht nur aus einem einzigen Blatt, das ich, wieder abweichend von anderen Autoren (ihre Bezeichnungen s. Fig. 2) nach seiner Stellung medianes Kronblatt nenne.

Über die Bezeichnung der einzelnen Teile der Blütenorgane siehe ebenfalls Fig. 2 und p. 244 ff.

### a) Kontroverse Schumann contra Baker über das Öffnen des mehrblätterigen Hüllteiles.

Schumanns Auffassung der Blütenhülle stimmt im Ganzen mit derjenigen Wittmacks und der hier vertretenen überein. In zwei wichtigen Punkten wendet er sich aber aufs bestimmteste gegen andere Autoren. So ist nach ihm die Angabe Bakers unrichtig, daß der mehrblätterige Hüllteil eine anfangs rings geschlossene Röhre darstelle, die sich erst kurz vor dem Aufblühen in der Mediane hinten öffne. Wie ich im vorhergehenden Teile gezeigt habe, ist Schumann im Recht, soweit es sich um *M.* (*parad.* subsp.) *sapientum, M. Cavendishii, M. discolor* und die *Zürcher Rhodochlamydee*, resp. um andere *Eumuseen* (vielleicht mit Ausnahme ihrer primitivsten Formen, wie etwa *M. fehi* und *M. Hilii* etc.) oder *Rhodochlamydeen* handelt. Eine Verklebung der medianen hinteren Ränder des mehrblätterigen Hüllteiles findet sich bei ihnen nicht, damit auch keine merkliche Hemmung des Öffnens. Der mehrblätterige Hüllteil dieser Arten ist in der Mediane hinten also stets offen oder wenigstens leicht zu öffnen. — Für andere Arten stimmen aber wieder die Angaben Bakers in allen wesentlichen Punkten. Wie oben erwähnt, zeigen die Knospen der nichtfruchtenden Blüten von *M. Ensete* in der Mediane hinten und seitlich durchaus gleichmäßige Ausbildung der Kelchränder, so lange die gemeinsame interkalare Basalzone noch fehlt. Mit der Entwicklung der letzteren tritt an der Basis der Blütenhülle eine Differenzierung ein, indem die seitlichen Kelchbuchten (Fig. 7 a, e und andere) über den Blütenboden emporgehoben werden. Diese Differenzierung wird mit dem Erstarken des medianen Kronblattes noch deutlicher, bleibt aber unwesentlich im Vergleich zu folgenden Tatsachen: 1. Auch nach diesen Stadien zeigen die Ränder der Kelchblätter über der medianen hinteren Kelchbucht die gleich feste Verbindung wie die Ränder über den seitlichen Kelchbuchten, so daß die Blüte bis zum Öffnen allseitig geschlossen bleibt. Dabei sind auch in der Mediane hinten die Ränder so fest verklebt, daß der Rand des äußeren Kelchblattes quer durchreißt, wenn man vorzeitig versucht, die Blüte an dieser Stelle zu öffnen. 2. Es lösen sich beim Aufblühen der nichtfruchtenden Blüten anfangs auch die Kelchränder über den seitlichen Buchten etwas voneinander, freilich meist nur auf eine kurze

Strecke. Bei den Fruchtblüten findet dagegen oft eine ebenso völlige Trennung statt wie in der Mediane hinten (s. auch folgende Seite). 3. Den anschaulichsten Beweis für die Richtigkeit von Bakers Darstellung, nach der die Blütenhülle vor dem Öffnen in der Mediane hinten ebenso fest geschlossen ist wie seitlich (wenigstens bei einigen Arten), liefern seltene Fälle sich abnorm öffnender Blüten von *M. Ensete* (s. Fig. 18 e). Bei ihnen haften die medianen hinteren Ränder auch bei völlig geöffneter Blüte noch fest zusammen, von oben bis unten, während das Öffnen seitlich erfolgt. Bakers Angabe stimmt nach den eingesehenen Abbildungen auch für das ganze Subgenus *Physocaulis*. Bei Baker wird freilich die Angabe vermißt — und insofern ist Schumanns Notiz durchaus berechtigt! — daß die geschlossene Röhre anfänglich aus freien Blättern besteht, die erst nachträglich an ihren Rändern fest zusammenhaften. Ferner ist der Ausdruck „slit down" nach meinem Befund insofern nicht ganz zutreffend, als das Öffnen in der Mediane hauptsächlich von unten nach oben und nur auf einen kleinen Teil der Blütenhüllänge von oben nach unten erfolgt.

### b) Kontroverse Schumann contra Wittmack über die Auffassung des mehrblätterigen Hüllteils von *M. Ensete*.

Anderseits bekämpft Schumann die von Wittmack gegebene Abbildung der Blüte von *M. Ensete,* bei der die fünf Blätter des mehrblätterigen Hüllteiles bis in die Nähe des Blütenbodens getrennt sind, so daß nur eine relativ kleine Basalzone übrigbleibt. Schumann behauptet, daß die Selbständigkeit der Blätter auf so große Länge nur durch gewaltsame Trennung erhalten worden sei und daß das natürliche Verhalten durch seine Abbildung in Fig. 2 (Pflanzenreich *Musac.*) dargestellt werde. Mit anderen Worten: nach Schumann macht die gemeinsame basale Zone weitaus den größten Teil des mehrblätterigen Hüllteils aus. (Sie reicht nach ihm vom Blütenboden bis zu *fKb* in meiner Figur 4 a, nach Wittmack dagegen nur bis *Kb* derselben Figur!) Ihr sitzen die freien Enden nur als unbedeutende Zipfel auf. Nach Wittmack ist dagegen das Verhältnis der Länge des freien Blattes und der basalen Verwachsungszone fast genau das Umgekehrte. Die Entscheidung dieser Frage ist von Wichtigkeit, weil 1. Wittmacks Abbildung unverändert in mehrere vielbenutzte Werke aufgenommen worden ist, 2. auch die übrigen *Physokaulideen* neu geprüft werden müssen, wenn Schumann recht hat, da die von ihren Blüten gegebenen Abbildungen im Prinzip mit Wittmacks wörtlicher Darstellung nnd Figur übereinstimmen. Vor allem ist die Frage wichtig, weil 3. *M. Cavendishii* und *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum* etc. durch tiefere Spaltung des mehrblätterigen Hüllteiles primitiver sind als *Ensete,* sobald Schumann recht hat. Ist dagegen Wittmacks Darstellung richtig, so ist *Ensete* auch hier wie in der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Eigenschaften weit, weit tiefer zu stellen als die obengenannten *Eumuseen.*

Aus dem die Abbildung Wittmacks begleitenden Text geht klar hervor, daß Wittmack bei *Musa Ensete* zwei auf den ersten Blick streng geschiedene Blütenhülltypen fand, welche Feststellung Schumann offenbar ganz übersehen hat. Für die nichtfruchtenden Blüten nämlich beschreibt Wittmack den von Schumann abgebildeten Typus, bei dem die freien Kelchblattenden nur klein sind; den in der schematischen Abbildung dargestellten Typus mit tiefer Spaltung (s. meine Fig. 19 a, linke Hälfte, d. h. rechtes und medianes Kelchblatt! Ferner Fig. 21 $a_2$) schreibt er dagegen den Fruchtblüten zu. Dabei weist er aber darauf hin, daß der erstere Typ vom letzteren abzuleiten ist, indem er über den seitlichen Kelchbuchten (s. *Kb.* in meiner Fig. 4 a und Fig. 19) bei der nichtfruchtenden Blüte die Kelchränder wieder zusammentreten

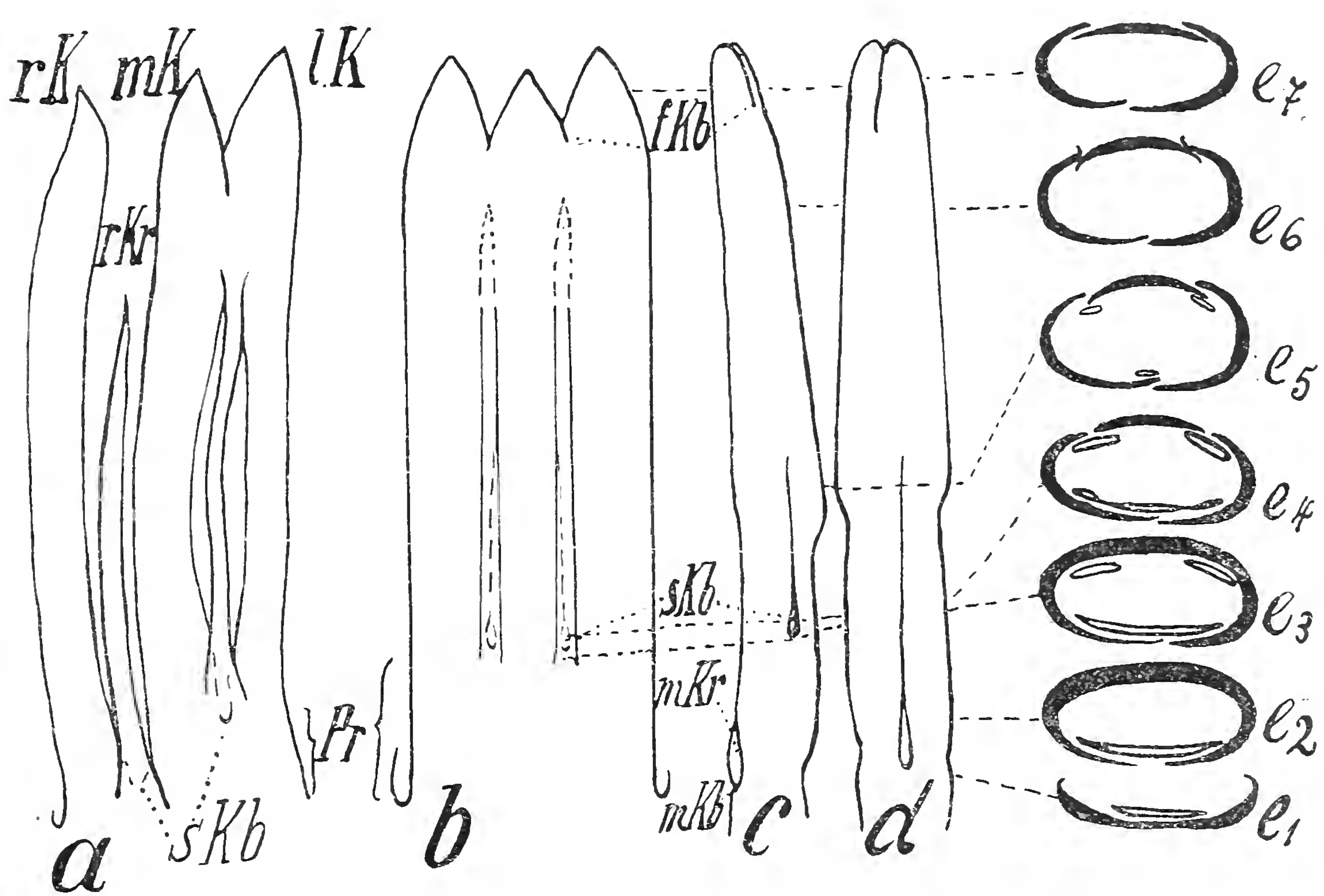



Fig. 19. Lage der echten und falschen Kelchbuchten bei *M. Ensete.* *a* mehrblätteriger Hüllteil einer Fruchtblüte, *b* einer nichtfruchtenden Blüte, beide von innen und ausgebreitet. *c* Knospe einer nichtfruchtenden Blüte von links, *d* von hinten. $e_1$—$_7$ Schnitte durch die Hülle an den durch die Punktreihen angedeuteten Stellen. Die axoskope Seite ist nach unten gekehrt. Bezeichnungen wie in Fig. 2 u. 4.

und auf den größten Teil ihrer Länge aneinander haften bleiben. — Da meine Studien Wittmacks Angaben durchaus bestätigten, habe ich sie in der Orientierung über die Blüte benutzt, zumal die richtige Auffassung gerade dieses Blütenteils für die Stellung der verschiedenen Arten maßgebend ist. Andererseits ist Wittmacks Zeichnung — abgesehen von der Kombination von Frucht- und Nichtfruchtblüte — schematisiert und dadurch in wesentlichen Punkten leicht irreführend, so daß ich eine eingehendere Besprechung doch für nötig erachte. Meine Resultate sind folgende:

1. Bei den ganz vertrockneten **Fruchtblüten** waren an beiden Infloreszenzen von *Musa Ensete* die Kelchblätter von der echten

Kelchbucht, d. h. von geringer Entfernung über dem Blütenboden an entweder ganz frei oder nur nahe der Spitze mit den seitlichen Rändern verklebt (Fig. 19a, rechtes und med. Kronblatt). Ebenso waren die seitlichen Kronblätter entweder völlig frei oder hafteten nur mit der Spitze an den Kelchblättern, die einzelnen Organe lösen sich also bei der Fruchtblüte ganz oder zum großen Teil und durchaus selbständig voneinander. — Die obersten Fruchtscharen zeigen eine ± deutliche Annäherung an die nichtfruchtenden Blüten.

2. Die seitlichen Kronblätter stehen dabei deutlich innerhalb der Kelchblätter, sind viel schmäler als diese, dünn pfriemförmig, statt breit lineal, mit kurzer Spitze und wesentlich kürzer als die Kelchblätter. Sie kommen höchstens dem nicht verjüngten Teil der letzteren an Länge gleich. In diesen Punkten scheint Wittmacks Abbildung nicht zutreffend. Doch ist zu beachten, daß Wittmack auch lebende junge Blüten zur Verfügung hatte, während meine Blüten welk und durch Auswachsen verändert waren!

3. Bei den **nichtfruchtenden** Blüten treten, wie früher besprochen, die seitlichen Kronblätter in der ersten Anlage durchaus frei auf und bleiben es (Fig. 16 $r_2$ u. s), bis die Knospe ca. 1 cm und mehr Länge erreicht hat. Ebenso werden die Kelchblätter isoliert angelegt und entwickeln sich lange frei. Dann erfolgt nach und nach unter dem wachsenden allseitigen Druck — infolge der dichten Blütenstellung und der Entwicklung der Sexualblätter — ein enger Kontakt und schließlich ein Verkleben der seitlichen und oft auch der Spitze des medianen Kronblattes mit den Kelchblättern und zugleich auch ein Verkleben aller Kelchränder unter sich. Diese Verklebung ist eine allgemeine Erscheinung in der Höhe der Antheren und erstreckt sich auch auf die obersten Spitzen der Kelchblätter. Die unteren Teile des mehrblätterigen Hüllteils, die unterhalb der Antheren gelegen und einen viel geringeren oder keinen Druck vonseiten der mehr nach innen stehenden Filamente ausgesetzt sind, verkleben daher nicht. Alle Blätter sind daher unmittelbar über der seitlichen Kelchbucht frei, weiter oberhalb derselben nur schwach verklebt. Nachdem die Filamente schon eine ziemliche Länge erreicht haben, findet an der Basis der Hülle (mit Ausnahme in der Mediane hinten) ein gemeinsames Emporwachsen der Kelchblätter und der seitlichen Kronblätter statt, so daß die seitlichen echten Kelchbuchten resp. Kelchblätter und seitlichen Kronblätter nun durch eine — im Vergleich zu *Eumuseen* etc. relativ kleine — gemeinsame Basalzone vom Blütenboden getrennt sind, während die mediane hintere Kelchbucht und das mediane Kronblatt ihre ursprüngliche Lage beibehalten. Die seitlichen echten Kelchbuchten sind an der vor der Anthese stehenden Knospe und an der geöffneten Blüte stets leicht zu finden (s. auch Fig. 7a bei *Kb*). Die Kelchränder treten dort etwas auseinander, um sich kurz oberhalb wieder zu schneiden und zu decken. An dieser Stelle ist also das seitliche Kronblatt (und zwar Teile aus dessen Basis) ± deutlich von außen durch die Kelchbuch hindurch

zu sehen. Schumannn hat diese Buchten gar nicht beachtet! Beim Öffnen der Blüten werden die sich verjüngenden kurzen Spitzen der Kelchränder auseinandergesprengt (Fig. 18a) (es entstehen so die falschen oberen Kelchbuchten, die Schumann allein darstellt). Ferner werden beim weiteren Aufblühen auch die medianen hinteren Ränder ganz, die seitlichen auf eine kleinere oder größere Strecke, selten ganz (s. abnorm geöffnete Blüte Fig. 18 e) voneinander gelöst.

4. Breitet man den unmittelbar über dem Blütenboden abgeschnittenen ausgewachsenen mehrblätterigen Hüllteil nichtfruchtender Blüten (Schumanns entsprechende Abbildung reicht nicht einmal zu den echten Kelchbuchten herunter und stellt nur etwa $^2/_3$ des mehrblätterigen Hüllteils dar!) flach aus, so wird die gemeinsame Basalzone (*Pr.* in Fig. 19) deutlich sichtbar. Auf ihr sind auf der Innenseite die seitlichen Kronblätter etwas unterhalb

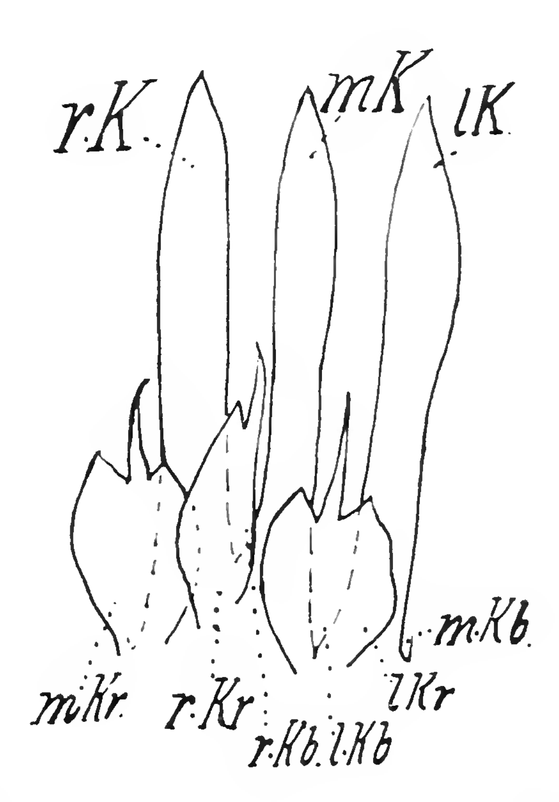



Fig. 20. *M. Ensete.* Fruchtblütenpelorie. Hüllblätter von innen, ausgebreitet.

der echten Kelchbucht inseriert und deutlich zu sehen. Die Kelchränder sind durch die Kronblätter verdeckt (schimmern ev. durch dieselben durch, da die seitlichen Kronblätter fast farblose, dünne hyaline Gebilde sind). Die Kronblätter sind auf eine große Strecke hinauf leicht zu verfolgen, indem sich die Ränder etwas vom Kelch abheben. Dann wird die Abgrenzung aber undeutlich und ist unter den falschen Kelchbuchten selbst mit der Lupe nicht mehr zu finden. Jeder Versuch, die Enden derselben von oben her mit einem Messer etc. abzuheben, ist durchaus erfolglos. Dagegen gelingt es sehr leicht, eine feine Nadelspitze etc. unter den Kronblättern in der Nähe der echten Kelchbucht oder etwas höher durchzuführen und so den unteren Teil des Kronblattes ohne jeden Zwang vom Kelch abzuheben und mit etwas Zwang das Blatt nach oben loszulösen. Dabei findet aber oben häufig ein Zerreißen statt, wie daraus zu erkennen ist, daß das Kronblatt statt mit einer

feinen Spitze mit einer scharfen ± senkrecht zur Länge verlaufenden Querlinie endigt. Ganz ähnliches gilt für die Kelchblätter, d. h. die Verklebung resp. Verwachsung der Kelchblätter unterhalb der Spitzen sowohl unter sich als mit den Spitzen der seitlichen Kronblätter ist (auf ca. 1/2—1 cm unter den falschen Kelchbuchten) eine sehr intensive und nimmt nach unten hin ab, um rasch wieder einer völligen Selbständigkeit der fünf Blätter Platz zu machen. Auf Schnitten, die in verschiedener Höhe durch den mehrblätterigen Hüllteil geführt sind, ergeben sich daher ganz verschiedene Bilder (s. Fig. 19 $e_1$—$_7$). — Nur das feste Zusammenhaften aller Organe in der Höhe der Kronblattenden macht eine Auffassung wie die Schumannsche zur Not verständlich.

5. Die Unrichtigkeit von Schumanns Auffassung zeigt sich auch beim Welken von nichtfruchtenden Blüten, indem hier öfters eine völlige Trennung zweier Kelchblätter auch auf der Seite, oder gar eine völlige Loslösung der seitlichen Kronblätter zu finden ist. Ferner ergibt sich ihre Unrichtigkeit auch aus anderen abnorm geöffneten Blüten (s. Fig. 18 c), vor allem

6. aus Fruchtblüten mit Übergang zur Zwei- und Dreilippigkeit resp. Pelorienbildung (Fig. 20). Hier sind eins oder beide seitlichen Kronblätter breiter entwickelt als sonst, im Extrem genau so wie das mediane Kronblatt. In gleichem Maße, wie das Blatt an Breite zunimmt, nimmt die gemeinsame Basalzone an jener Stelle ab, sinkt die echte Kelchbucht tiefer und lösen sich die danebenstehenden Kelchblätter um so früher voneinander. Es geht hieraus wie aus der Ontogenie aufs deutlichste hervor, daß die von Schumann übersehenen, in Wittmacks Abbildungen deutlich erkennbaren seitlichen echten Kelchbuchten der unmittelbar auf dem Blütenboden stehenden medianen hinteren Kelchbucht durchaus homolog sind, während die Stelle, wo sich die Kelchblattspitzen trennen, mit ihnen nicht homolog sind.

### c) Vergleich des mehrblätterigen Hüllteils der anderen untersuchten Arten (Fig. 21).

Für *M. Cavendishii* ergibt sich auf Grund ziemlich junger Blüten und von Blüten mit Neigung zu Pelorienbildung, daß die in Fig. 21 mit *Kb* bezeichnete Stelle, wo Kelchblätter und seitliche Kronblätter auseinandergehen, trotz ihrer hohen Lage der medianen hinteren Kelchbucht entspricht. Die gemeinsame Basalzone *Pr.* des mehrblätterigen Hüllteils legt sich früher an als bei *Ensete.* Die seitlichen Kronblätter bleiben aber nicht selten recht lange völlig frei, so daß in manchen Fällen eine nachträgliche Verwachsung ihrer Basis mit dem Kelch nicht ausgeschlossen ist. Eine Verklebung der Ränder, die über das ganz gewöhnliche Zusammenhaften junger Blütenblätter hinausgeht, findet weder in der Mediane noch seitwärts oberhalb der echten Kelchbuchten statt. Eine falsche Parallelisierung der Buchten ist also hier im Gegensatz zu *Ensete* ausgeschlossen. Wie bei *Ensete* verbreitern sich

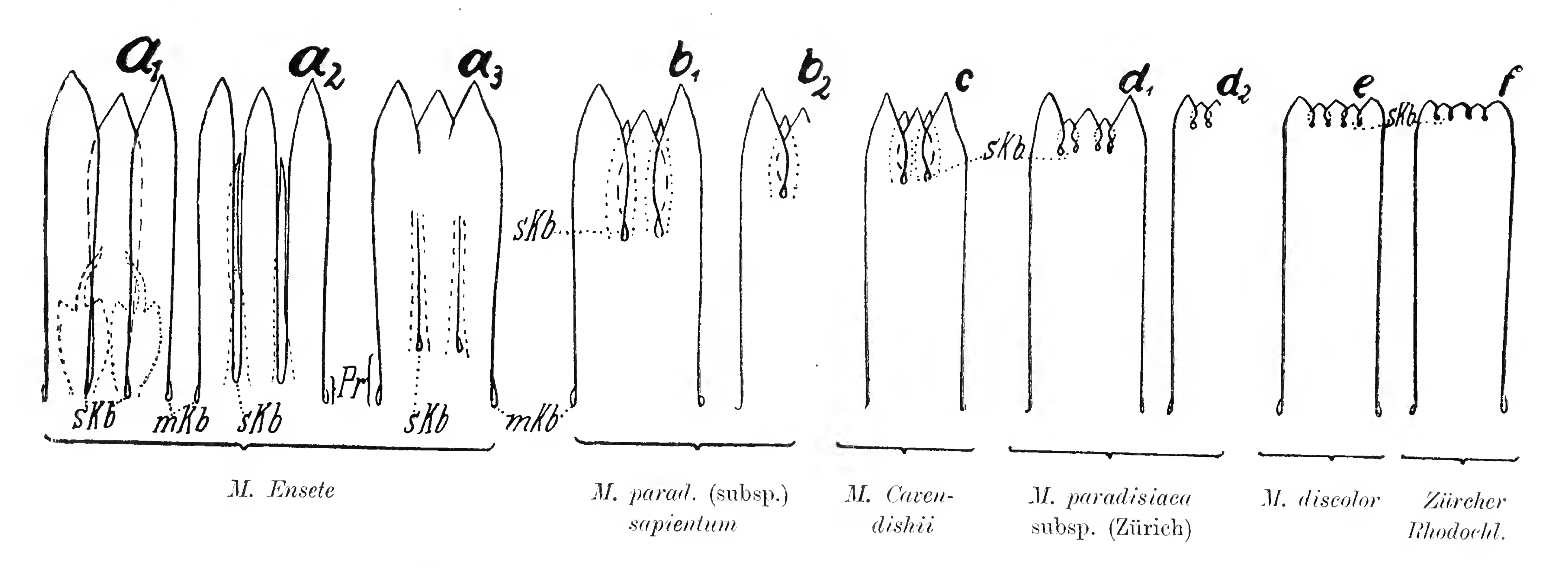



Fig. 21. Mehrblätteriger Hüllteil, in der Mediane geöffnet, ausgebreitet, von außen gesehen.

**Gestrichelt:** von außen nicht sichtbare freie Kelchblattränder. **Punktiert:** von außen nicht sichtbare freie Kronblattränder. Alle Arten sind auf gleiche Höhe gebracht.

*M. Ensete:* $a_1$ chorisepal, mit 2 lippigen seitl. Kronbl., kombiniert aus Fruchtblüten. $a_2$ Häufig in unteren Fruchtscharen. $a_3$ Obere Fruchtscharen und nichtfruchtende Blüten. — $b_1$ u. $b_2$ Extreme von *M.* (*parad.* subsp.) *sapientum* Herb. Regel, nach getrocknetem Material rekonstruiert. — *c M. Cavendishii.* $d_1$ u. $d_2$ Ältestes und jüngstes Stadium nichtfruchtender Blüten eines Exemplars von *M. parad.* subsp. (Zürich), Zeitdifferenz $^5/_4$ Jahre. *e* Nichtfruchtende Blüte von *M. discolor.* *f* Nichtfruchtende Blüte von der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea*?).

aber die Kelchblätter auch hier über den echten Buchten, so daß ihre Ränder sich eine Strecke weit gegenseitig decken. Nachher verjüngen sie sich wieder und die Ränder kreuzen sich wieder. Die den falschen Kelchbuchten analogen Stellen sind also auch hier zu finden. — *M. Cavendishii* unterscheidet sich von *M. Ensete* also durch das Fehlen von sekundärer Verklebung der Blatteile, hauptsächlich aber dadurch, daß bei ihr die gemeinsame, hinten offene Basalzone weit mehr als die Hälfte der Gesamtlänge des mehrblätterigen Teiles der Hülle erreicht und daß dementsprechend die freien Kelch- und Kronblattenden gegenüber *Ensete* stark reduziert sind.

*M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum* (Fig. 10 A u. Fig. 21 $b_1$ u. $b_2$) bietet prinzipiell dieselben Verhältnisse dar wie *M. Cavendishii*, nur ist die freie Basalzone relativ etwas kleiner, die freien Teile relativ entsprechend länger.

*M. paradisiaca* subsp. Zürich zeigt wechselnde Verhältnisse, die von obiger Subspezies zu den *Rhodochlamydeen* überleiten (s. Fig. 10 und Fig. 21 $d_1$ u. $d_2$). Der Wechsel bedarf noch der systematischen Erforschung.

Die *Zürcher Rhodochlamydee* zeigt prinzipiell wieder denselben Bau, doch unter noch stärkerer Akzentuierung der Unterschiede gegenüber *Ensete*. Wieder findet sich völliges Fehlen einer sekundären Verklebung ursprünglich freier Teile, wieder sind nur die echten Kelchbuchten ausgebildet und die den falschen analoge Stelle nur durch die obere Kreuzung der sich deckenden Ränder angedeutet. Die gemeinsame Basalzone ist aber hier noch mächtiger entwickelt, die freien Teile der Kelch- und der seitlichen Kronblätter erreichen nur noch einen sehr kleinen Teil der Gesamtlänge des mehrblätterigen Hüllteils. Die Lage der seitlichen echten Kelchbuchten und der ihnen homologen medianen ist eine sehr verschiedene; letztere findet sich an gewohnter Stelle, dicht über dem Fruchtknoten, erstere fast am obersten Rande des mehrblätterigen Hüllteils.

*M. discolor* (Fig. 14 u. 21 e) zeigt fast dieselben Verhältnisse wie die *Zürcher Rhodochlamydee*, doch sind die freien Enden bei ihr eher relativ etwas größer.

*M. Ensete* ist also, nach der Länge der freien Blatteile und nach der Lage der echten Kelchbuchten beurteilt, weitaus die primitivste der untersuchten Bananen. In weitem Abstand folgt ihr *M.* (*parad.* subsp.) *sapientum*, dieser dann rasch *M. Cavendishii*, und den Schluß bilden, mit vorigen verbunden durch *M. paradisiaca* subsp. Zürich, als höchst spezialisierte Arten *M. discolor* und *Zürcher Rhodochlamydee*. Die Verklebung unterhalb der Kelchspitzen bei *Ensete* ist eine durchaus sekundäre Erscheinung und findet nur da statt, wo auf die betreffenden Stellen ein Druck während des Wachstums ausgeübt wird. Es handelt sich somit hier nicht um eine vererbte Eigentümlichkeit, sondern um eine Neubildung, die in ihrer Stärke ganz von der Stärke und Dauer des Druckes auf

jede einzelne Blüte, ja sogar auf jedes einzelne Organ (siehe spätere Besprechung unsymmetrischer abnormer zweilippiger Blüten) abhängig ist. Da die Verklebung mit dem Aufhören des Druckes (s. oben) wenigstens z. T. wieder rückgängig gemacht wird, liegt auch kein Grund vor, der Hülle von *Ensete* eine prinzipiell andere Stellung zuzuweisen als der Hülle der andern Arten (Schumann u. a. unterscheiden drei- resp. fünfzipfliges „Perigon", „Kelch" etc.).

Über andere Vergleichspunkte des mehrblätterigen Hüllteils siehe unter 4.

### d) Die Grundlagen der verschiedenen Intensität der Verwachsung bei den untersuchten Arten.

Ich betone nochmals, daß die Intensität der Verwachsung resp. die Länge der gemeinsamen Basalzone bei den verschiedenen Arten (resp. Subgenera) nicht auf steigenden Druck in der wachsenden Knospe zurückzuführen ist. An der Ausbildung der Staubblätter etc. läßt sich zweifellos konstatieren, daß der Druck auf Blütenhülle und innere Organe bei *M. Cavendishii* viel kleiner ist als bei *Ensete* und daß er bei der *Zürcher Rhodochlamydee* etc. sozusagen null ist. Die Intensität der Verwachsung ist vielmehr durch die Raumbedingungen bei der Anlage verursacht.

Bei *M. Ensete* ist das Verhältnis von Blütenprimord und Blattanlagen so, daß die einzelnen Organe und Kreise sich getrennt anlegen können, bald aber zur Berührung resp. Deckung gelangen, so daß unter dem steigenden Druck dann die Ränder verkleben und schließlich, doch erst kurz vor dem Aufblühen, ein gemeinsames Wachstum der Basis der Blätter des späteren mehrblätterigen Hüllteils erfolgt (s. I. Teil: Wachstumsbedingungen und III. Teil: Ontogenie). Bei *Cavendishii* und *Zürcher Rhodochlamydee* ist das Primord relativ und — wenigstens bei letzterer in allen Stadien konstatiert — absolut viel kleiner. Die einzelnen Blütenorgane stehen viel dichter beim ersten Auftreten, die der äußeren Kreise kommen immer früher in Berührung, so daß sie bei der *Zürcher Rhodochlamydee* endlich gemeinsam auftreten müssen. Diese steigende Primordverkleinerung hängt nach meinen Befunden mit der Verkleinerung des Blütenbildungsraumes zusammen, die ihrerseits bedingt ist durch die Verschmälerung der Brakteenbasis und Verkürzung der Internodien der nichtfruchtenden[1]) Blüten. Dies führt dann wieder zu Schwund des Podiums als letztem Rest der Achse der Partialinfloreszenz und zu relativ konstanter Zahl der Blüten unter immer regelmäßigerer Anordnung bei immer besserer Ausnutzung des Raumes.

Es ist nun die Frage, ob damit zwei prinzipiell verschiedene Faktoren, bei den verschiedenen Arten verschieden stark beteiligt, die jeweilige Form dieses Teiles der Hülle hervorgebracht haben, oder ob die beiden Faktoren selber einen engen Zusammenhang aufweisen, in dem Sinne z. B., daß die Primordverkleinerung eine

[1]) Über das Verhalten der Fruchtblüten zur Zeit der Ontogenie ist, wie schon bemerkt, leider nichts bekannt.

Folge des immer stärkeren und auf immer früheren Stadien der Knospe, endlich schon bei der Primordanlage wirkenden Druckes wäre. Für einen Zusammenhang spricht entschieden der früher mitgeteilte Befund, daß bei *M. Ensete* die gemeinsame Basalzone der Hülle nichtfruchtender Blüten (welche, wie oben behandelt worden ist, einem starken Druck ausgesetzt sind) größer ist als die der Fruchtblüten (ev. mit Ausnahme der obersten, die den Übergang bilden), besonders der Fruchtblüten mit abnorm guter Entwicklung der seitlichen Kronblätter (Fig. 20). Dann ergibt sich weiter die Frage: Ist bei der *Zürcher Rhodochlamydee* etc. der Druck auf die wachsende Knospe ganz ausgeschaltet (resp. hat er hier im Gegensatz zu *Ensete* stets gefehlt) und ist die Bildung des mehrblätterigen Hüllteils dann allein das Werk der Primordverkleinerung? Hier scheinen mir die verschiedene Länge der Blätter der beiden Staubblattkreise sowie der Hüllkreise entscheidend. Eine mechanische Wachstumshemmung der inneren durch die äußeren, also eine Hemmung von genau derselben Art, wie sie für *Ensete* beschrieben wurde, ist die einfachste und m. E. einzige Erklärung. Doch besteht der wesentliche Unterschied: Bei *Ensete* sind diese Faktoren noch wirksam und führen zu den entsprechenden Bildungen. Fehlen oder Änderung der Stärke der Faktoren führt hier jedesmal zu anderen Gestaltungen. Eine — wenigstens eine strenge — Vererbung ist in diesen Merkmalen bei dieser Art nicht vorhanden, wie die sehr schwankende Ausbildung (s. abnorme Blüte und die beiden Haupttypen der normalen Blüte) mancher Teile deutlich zeigt. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* u. a. dagegen sind die Faktoren ontogenetisch nicht wirksam oder wenigstens ist ihre Wirkung nicht mehr an Druckspuren zu erkennen, dagegen ist die Ausbildung in hier wichtigen Punkten eine einheitliche (die zwei Typen zeigen in sich keine wesentlichen Unterschiede, die bei *Ensete* häufigen Abnormitäten treten hier sehr oder völlig zurück!), mit andern Worten: eine streng vererbte. Da bei *Ensete* auch beim stärksten Druck die Vererbungskraft auf alle Fälle wenigstens eine kleine ist, wenn sie nicht ganz fehlt, sehe ich mich zu der Annahme gezwungen, daß der Druck auf die wachsende Knospe der Vorfahren der *Zürcher Rhodochlamydee* und anderer Arten zum wenigsten nicht schwächer, sondern wohl stärker war als jetzt bei *Ensete*, wenn er der *Zürcher Rhodochlamydee* auch heute fehlt; ohne diese Annahme fehlt die Basis für die strenge Vererbung! Es ist wichtig, diesen Wechsel festzustellen, weil unter den ganz neuen Verhältnissen dann auch neue Erscheinungen auftreten! (S. Stellung der Kronblätter zur Zürcherpflanze bei abnormen Blüten.)

## 2. Die Kelchblätter.

Rekapitulation: Wie ich im ersten Teil ausführte, unterscheiden sich die Organe des äußersten Kreises der Hülle von denen des folgenden bei *M. Ensete* sowohl in der Form (und zwar ebenso in der Anlage wie in fertigem

Zustand!) als im innern Bau und der Farbe. Die Form der Anlage erinnert ganz an die Form der Brakteen durch große Breite, geringe Höhe und sichelförmigen Grundriß. Ebenso ist die Übereinstimmung mit der Braktee in der Anatomie nach Wittmack eine größere als mit dem Bau der Kronblätter. Die Blätter des innern Kreises sind hyalin, das mediane allerdings mit teilweise rötlicher Färbung, die des äußern Kreises dagegen braunrot gefärbt. Vor allem ist die Oberfläche der Kelchblätter durch die Gefäße kräftig gerippt, während alle Kronblätter glatte Oberfläche zeigen. Ich habe darum die Blätter des äußeren Kreises als Kelchblätter bezeichnet, trotz des Fehlens der grünen Farbe und wiewohl sich bei den andern Arten die Unterschiede zwischen beiden verwischen, die Unterschiede von Krone und Staubblatt dagegen auch in der Anlage bald größer werden. Ich glaube in diesem Punkte auf *Ensete* basieren zu dürfen, da diese Art in so zahlreichen andern Merkmalen, speziell auch der Blüte und der Blütenhülle, deutlich weitaus am primitivsten ist.

Die freien Teile der Kelchblätter der verschiedenen Arten zeigen eine zwar prinzipiell gleiche, in Einzelheiten aber verschiedene Form, wie Fig. 7—12, 14 u. 21 zeigen. Bei *Ensete* sind sie breitlineal (mit ganz schwacher Verbreiterung nach oben) mit stumpfer Spitze, bei den andern Arten sind sie spitz eiförmig, mit relativ längerer Spitze, indem sich die breiteste Stelle näher der Basis als der Spitze befindet. Bei *Zürcher Rhodochlamydee* und *M. discolor* werden sie z. T. sogar auf breit dreieckige Zipfel reduziert, die sich, wenn ausgebreitet, nicht mehr berühren. Bei der Zürcherbanane ist die Rippenbildung nur noch eine schwache, bei *M. discolor* fehlt sie anscheinend ganz.

Die basalen Teile sind bei allen Arten verwachsen mit Ausnahme von Lippenpelorien (bei *M. Ensete*), bei denen im extremsten Falle sämtliche Blätter durchaus frei sind. Das mediane vordere Kelchblatt ist ausnahmslos bei allen Arten etwas kürzer als die seitlichen und wird von ihnen in der Knospe gedeckt (also auch im Wachstum gehemmt). Die seitlichen Blätter sind ungefähr gleichlang, doch ist besonders in der linken Hälfte der Schar das linke oft etwas kürzer. Bei den Randblüten (äußerste Blüte am rechten und linken Ende der Schar) ist das äußere Blatt in der Regel kürzer als das innere.

Entgegen den Angaben der Literatur wechselt die Deckung der seitlichen Kelchblätter in der Mediane hinten. In weitaus der Mehrzahl der Fälle freilich umfaßt der mediane Rand des rechtsstehenden axoskopen Kelchblattes den zugewandten Rand des linken axoskopen Kelchblattes. Die Häufigkeit der abnormen Deckung wechselt aber nach der Stellung der Braktee und nach der Art.

### 3. **Die Kronblätter.**

Rekapitulation. Wie oben mitgeteilt, unterscheiden sich bei *Ensete* die Kronblätter von den Kelchblättern in mehreren Punkten, unter anderm auch in der Anlage, indem das Kelchblatt sich sofort stark verbreitert und schmal sichelförmigen Querschnitt bekommt (Fig. 16 h), während das Kronblatt längere Zeit den rundlichen Querschnitt behält, der auch der Staubblattanlage zukommt. Ebenso wurde schon erwähnt, daß bei der *Zürcher Rhodochlamydee* (Fig. 15)

die Unterschiede in der Anlage von seitlichen Kron- und den Kelchblättern verschwinden. Auch das mediane Kronblatt hat hier gestrecktere Form und unterscheidet sich gleich den anderen Blütenblättern schon in der Anlage deutlich von den Staubblättern. Ferner wurde schon früher darauf hingewiesen, daß bei *M. Cavendishii*, *M.* (*parad.* subsp.) *sapientum*, der Zürcherbanane und *Musa discolor* die seitlichen Kronblätter der erwachsenen Blüte sich immer mehr in jeder Beziehung (Form, Anatomie, Farbe und Oberfläche) den freien Kelchblättern nähern, so daß schließlich nur ein relativ kleiner Größenunterschied bleibt, und daß sie in demselben Maße sich in jeder Beziehung vom medianen Kronblatt entfernen. Endlich wird im VI. Teil eingehend erörtert werden, daß bei *Ensete* eine vollständige Übergangsreihe vom schmalen fädigen, auf der gemeinsamen Basalzone inserierten seitlichen Kronblatt, also der gewöhnlichen Form, zu einem seitlichen Kronblatt mit genau gleicher Form und Insertion auf dem Blütenboden bei Spaltung des Kelches bis zum Blütenboden (Fig. 20) wie beim medianen Kronblatt vorkommt. Bei *Cavendishii* finden sich hingegen nur einige wenige, bei der Zürcherbanane und *discolor* gar keine entsprechenden Übergangsformen. Es wurde auch schon erwähnt, daß die Reduktion der seitlichen Kronblätter bei *Ensete* eine Folge ungenügenden Raumes zur Anlage resp. Entwicklung und der dadurch verschuldeten Verwachsung mit den älteren Kelchblättern ist. Die Annäherung in Form, innerem Bau etc. ist eben darin begründet, resp. in der Verschmelzung der basalen Teile infolge der Ausbildung der gemeinsamen basalen Wachstumszone (s. die spätern Ausführungen über die Umwandlung der die Fruchtwand bildenden Basalteile der Hülle und Staubblätter).

### a) Die seitlichen Kronblätter.

Ihre Länge wechselt auch bei normaler Ausbildung. Das linke ist meist etwas kürzer als das rechte und (ich wiederhole, daß die rechtsstehenden Blüten etwas älter sind als die linken!) die der Blüten links in einer Schar kürzer als die der rechtsstehenden Blüten. Bei den Randblüten ist häufiger das äußere Blatt besser entwickelt als das innere. Außen- und Innenreihe zeigen meines Wissens keine durchgreifenden Unterschiede, so wenig wie Kelchblätter, medianes Kronblatt, Griffel und Fruchtknoten. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* fehlt das eine oder andere Blatt relativ häufig, auch bei *Cavendishii* fehlt oft das eine oder andere. Bei *Ensete* konnte ich jedoch völliges Fehlen nie sicher konstatieren. Doch gibt Wittmack für die obersten Blüten einer alten Infloreszenz völliges Fehlen eines Blattes an.

### b) Das mediane Kronblatt. (Fig. 22.)

Es zeigt ebenfalls einen großen oder eher größeren Wechsel, je nach der Art, der es angehört, und nach der Stellung der betreffenden Blüte in der Schar. Unmittelbar vor (resp. während und nach?) dem Öffnen zeigt es starkes Wachstum und damit große Variation. Es legt sich stets als einheitliches Organ an und erhält dann bald dreieckige Form. Darauf entsteht bei *Ensete* durch starkes Wachstum der Mittelpartie und durch seitliche Flügelbildung die dreiteilige „Lippe“, indem die neben der Mittelspitze gelegenen

Partien durch die an die Hülle gepreßten oberen Teile der Filamente am Wachsen nach oben gehindert werden. Das seitliche Wachstum ist dagegen noch während längerer Zeit dadurch ermöglicht, daß die Filamentbasis von der Hülle etwas absteht. Das Wachstum der Mittelspitze ist durch die Reduktion des medianen innern Staubblattes erleichtert. Bei der *Zürcherbanane*, *M. Cavendishii* und *discolor* findet keinerlei merkliche Wachstumshemmung durch das Andrözeum statt, so daß die normal ungeteilte eiförmige bis ellipsoidische Gestalt des medianen Kronblattes dieser Arten nicht überrascht. Auffallend ist dagegen, daß das Wachstum unter diesen Umständen nicht ein stetigeres ist. Bei vor dem Aufblühen stehenden Knospen beträgt seine Länge bei der *Zürcher Rhodochlamydee* nämlich erst die Hälfte der definitiven Länge, die jedoch meist kurz nachher erreicht wird. Es besitzt schließlich fast die Länge der übrigen Hülle (Fig. 11 e und g). — Bei allen Arten besitzt das mediane Kronblatt fächerförmige Aderung, im Gegensatz zum parallelen Gefäßverlauf der Kelchblätter. — Sehr auffallend ist, daß das mediane Kronblatt auf jüngern Stadien bei

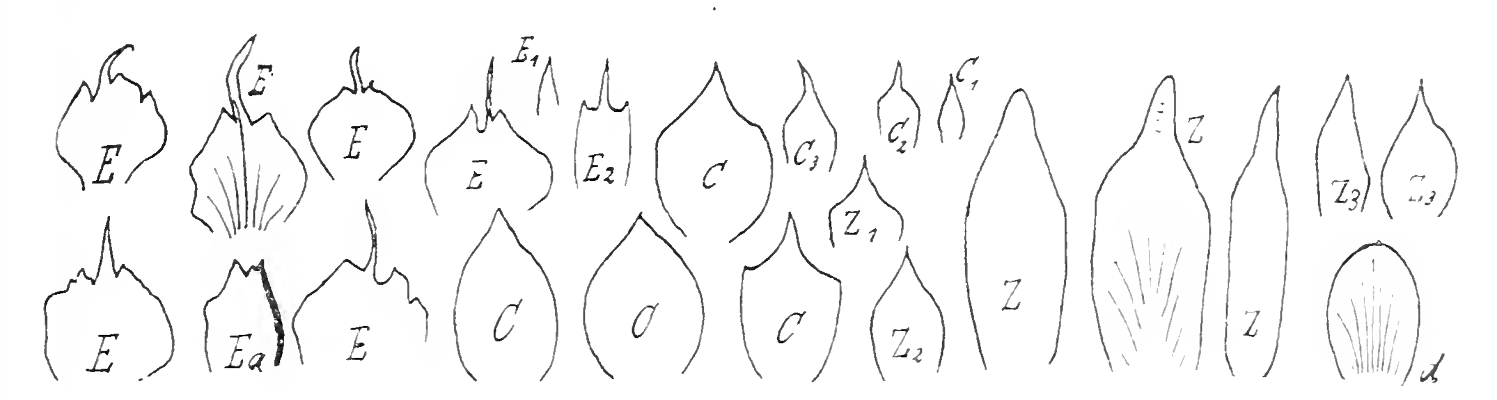



Fig. 22. Mediane Kronblätter nichtfruchtender Blüten.

*E* von *Ensete* (mit Ausnahme von $E_1$ u. $E_2$ alle aus derselben Schar), *C* von *Cavendishii*, *Z* von der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*), *d* von *M. discolor*. — *1, 2* u. *3* bedeuten aufeinanderfolgende Jugendformen der betreffenden Art. *a* abnormes einseitig entwickeltes Blatt. — Alle Fig. $^2/_3$ nat. Gr.; nur *d* in $^1/_2$ nat. Gr.

*Cavendishii* und *Zürcher Rhodochlamydee* hie und da eine Verbreiterung des untern Teils und Andeutung seitlicher Spitzenbildung zeigt, unter Ausbildung einer ziemlich scharf abgesetzten Mittelspitze. Da durch die Wachstumsbedingungen der Blüte selber solche Bildungen nicht hervorgerufen werden, bleibt m. E. auch hier nur die Erklärung, daß diese Formen einen Rückschlag auf Bildungen der Vorfahren darstellen, d. h. daß das mediane Kronblatt auch dieser Arten früher ± dreiteilig war, was wieder weiter bedeutet, daß früher der gegenseitige Druck der wachsenden Organe auch hier eine wichtige Rolle spielte (s. oben: 1. Der mehrblättrige Hüllteil).

Wo die Hülle auch in der Mediane hinten verwachsen ist, so daß eine allseitig geschlossene ± hohe Perigonröhre entsteht, wie dies bei *Ens. II*, 2—3 mehrfach zu finden war, nimmt das mediane Kronblatt sofort die reduzierte Form der seitlichen Kronblätter an. Es zeigt damit wieder aufs deutlichste die Abhängigkeit der definitiven Form von den Wachstums-

bedingungen, die wieder durch den Kontakt und die Ernährungskonkurrenz der angrenzenden Kelchblätter als älteren Organen gegeben sind. (Vergl. damit auch die Angaben Penzigs über Korreletion bei *Orchideen*, insbesondere *Cypripedium*.)

Eine Abhängigkeit der Länge vom Geschlecht der Blüte ist nicht ausgeschlossen, wie bei Besprechung der sekundären Geschlechtsmerkmale gezeigt wird, doch aus dem vorliegenden sehr widersprechenden Material ist sie nicht sicher zu ermitteln. Regel ist dagegen eine freilich sehr schwankende Größenabnahme vom rechten Ende der Schar nach links.

Bei einem Vergleich der seitlichen Kronblätter mit dem medianen steht *Ensete* am tiefsten durch lückenlosen Übergang zwischen beiden Formen, geringste Unterschiede in der Insertionshöhe in Bezug auf Entfernung vom Blütenboden (Fig. 21), größte Übereinstimmung in der Lage der freien Teile sowie in der Farbe und durch scharfe Abgrenzung aller von den Kelchblättern. Nimmt man dagegen als Länge der seitlichen Blätter die Entfernung der Spitze vom Blütenboden — was ja auch durchaus berechtigt ist — so ist die *Zürcher Rhodochlamydee* nach der geringen Differenzierung der Länge der seitlichen und der medianen Kronblätter die primitivste Form, *Ensete* und *Cavendishii* wären dann ihr gegenüber spezialisiert. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* zeigen nun aber auch Kelch- und Kronblätter ebenfalls nur geringe Längenunterschiede, wenn die Länge vom Blütenboden an gemessen, also der in der gemeinsamen interkalaren Zone eingeschlossene Teil mitgerechnet wird. Hieraus läßt sich folgern, daß relativ lange Kronblätter, die den Kelchblättern an Länge ungefähr gleichkommen, ebenfalls primitiv seien, resp. der ursprünglichen Bananenblüte gleichkamen (wie sie sich übrigens auch bei anderen *Musaceen* noch finden). Wesentliche Stützen erhält diese Ansicht dadurch, daß das mediane Kronblatt von *Ensete*, das hinter dem seitlichen an Länge zurückbleibt, mechanisch im Wachstum gehemmt ist (und als in dieser Hinsicht rudimentäres Organ auch stark an Länge variiert). Ferner ist auch trotz der Begünstigung in Stellung und Anlagezeit nicht einzusehen, warum das im Wachstum mechanisch nicht gehemmte mediane Kronblatt der Zürcherpflanze vor, resp. während und nach dem Aufblühen plötzlich so stark wachsen sollte, wenn es eine nur geringe Länge ererbt haben sollte.

Eine Deckung der Kronblätter findet normaler Weise nicht statt, da sie nicht zur Berührung kommen. Bei lippiger Ausbildung eines oder zweier seitlicher Blätter kommt es jedoch zur Deckung, wobei das mediane in der Regel die seitlichen teilweise umfaßt, doch findet sich — freilich seltener — auch das Gegenteil. Auf die abnorme Stellung der Kronblätter, ganz oder teilweise außerhalb der Kelchblätter bei der Zürcherbanane — die dort freilich die Regel ist — trete ich erst bei Besprechung der abnormen Blüte ein.

## 4. Entstehung der homoiochlamydeischen petaloiden Hülle und der heterochlamydeischen Hülle.

Rekapitulation. Bei Besprechung der Blütenhülle im I. Teil: Orientierung, und im III. Teil: Ontogenie, sowie auf den vorangehenden Seiten habe ich mitgeteilt, daß sich bei den nichtfruchtenden[1]) Blüten von *M. Ensete* die Kronblätter, trotz der Verschiedenheit der medianen und der seitlichen, gemeinsam und scharf von den Kelchblättern unterscheiden und zwar in Oberflächenbeschaffenheit, Anatomie, Anlageform, Anlagezeit und — bei der freilich wenig ausgesprochenen Färbung der Kelchblätter von *Ensete* — auch in der Farbe. Ebenso ist bemerkt worden, daß der kreisförmige Querschnitt der Kronblattanlage mit dem der Staubblätter übereinstimmt, so daß sich die beiden Organkategorien nur durch ihre Stellung und die Zeit der Anlage unterscheiden. Bei den nichtfruchtenden Blüten von *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum* wird einerseits die Differenzierung innerhalb der Kronblätter stärker, indem das mediane in der Mehrzahl der oben erwähnten Punkte demjenigen von *Ensete* im Prinzip gleichbleibt, während die seitlichen in Form, Farbe und Oberflächenstruktur sich den Kelchblättern nähern. Andererseits scheiden sich alle Kronblätter bei diesen und verwandten Arten nach den Angaben der Autoren sehr früh von den Staubblättern und nähern sich in Querschnitt und Zeit der Anlage sowie auch räumlich den Kelchblättern. Dazu kommt bei *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum* eine ausgesprochene (dunkelrote) Färbung des mehrblättrigen Hüllteils, und zwar zeigen Kelchblätter und seitliche Kronblätter hierin keinen Unterschied. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* ist die Trennung aller Kronblätter von den Staubblättern in Form und Zeit der Anlage eine noch durchgreifendere, die Annäherung der seitlichen Kronblätter an die Kelchblätter eine noch vollständigere, die Differenzierung in mediane und seitliche Kronblätter damit zugleich in den hier behandelten Punkten eine maximale. Auf die Streckung des medianen Kronblattes und seine anfangs schmale, wenn man will ± kelchartige Umrißform ist oben in anderem Zusammenhange hingewiesen worden. Wie die *Zürcher Rhodochlamydee* verhält sich die nichtfruchtende Blüte von *M. discolor*, nur daß ihr mehrblättriger Hüllteil dunkelrot ist wie bei *M.* (*paradisiaca* subsp.) *sapientum*, während sie bei der *Zürcher* und den andern *Rhodochlamydeen* gelb ist. *M. paradisiaca* subsp. Zürich steht gegen Ende der Blütezeit *M. discolor* nahe, zeigt aber auffallender Weise Gelbfärbung im oberen Drittel des mehrblättrigen Hüllteils.

In diesem Zusammenhange sind zwei weitere Beobachtungsreihen wichtig.

1. Der Farbänderung des mehrblättrigen Hüllteils geht eine Farbänderung der Tragblätter und auch anderer Teile, wie der Antheren ev. Pulpa, Fruchtknoten, Infloreszenzachse und Infloreszenzträger parallel. Der Parallelismus geht soweit, daß wenigstens an Teilen beider (resp. noch weiterer Organe) dieselbe Farbe resp. entsprechende Nüancen auftreten. Die Änderung der Farbe geht ferner parallel mit der fortschreitenden Rückbildung der Tragblätter, die sich in der Abnahme der

[1]) Ich beschränke auch hier die Angaben fast ganz auf die nichtfruchtenden Blüten, da mir nur von diesen frisches oder in frischem Zustand konserviertes Material vorlag.

Länge, Breite und Tiefe zeigt (sowohl absolut gemessen als beim Vergleich mit bestimmten Blütenteilen oder dem Achsendurchmesser etc.). Ich halte diesen Parallelismus für eine der auffallendsten Eigenschaften des Genus und die jeweilige Färbung für ein wertvolles Merkmal nicht nur der Art, sondern auch des Subgenus, resp. der Organisationshöhe. Ich habe die entsprechenden Angaben deshalb im I. Teil, p. 28 ff., relativ stark verwertet. Anderseits muß hier nochmals nachdrücklich auf die Variabilität der Farben hingewiesen werden (siehe den Wechsel von Rot bis Weiß bei der *Zürcher Rhodochlamydee*, die wechselnden Angaben über *M. rosacea*, die Gelbfärbung der Tragblätter *M. Ensete IV.* nach Versetzung vom Freien ins Gewächshaus, Variabilität der Laubblattfärbung etc.). Aber auch bei Berücksichtigung der individuellen und des abweichenden Verhaltens einiger Arten (besonders des so wenig einheitlichen Subgenus *Eumusa*) lassen sich doch folgende Zusammenhänge deutlich erkennen:

*M. Ensete*, resp. Subg. *Physocaulis:* Tragblatt grün, die laubgrüne Farbe aber von der Spitze her ± mit trübem Violettrot oder ähnlichen Farben überdeckt; doch fehlt eine charakteristische nicht grüne Eigenfarbe. Der mehrblättrige Hüllteil ist farblos („weiß“) resp. mit schwacher bräunlicher oder bräunlichroter Tönung. Charakteristischer Weise fehlen diesbezügliche Angaben meist. — Die Tragblätter sind gut entwickelt, lang und dick, persistent und hemmen den Lichtzutritt[1]) zu den jüngsten Organen in hohem Maße, zumal die Zahl der den Infloreszenzkolben bildenden Tragblätter eine weit größere ist als bei den andern Subgenera. — Die Farbcharaktere sind am besten zu definieren durch: Fehlen einheitlicher nichtgrüner Färbung, vor allem Fehlen gelber Färbung, Dominieren grüner Farbe am Tragblatt. Lang dauernder Lichtabschluß von den jungen Organen.

*M. (paradisiaca* subsp.) *sapientum*, *Musa discolor*, *M. paradisiaca* subsp. Zürich und die weit überwiegende Mehrzahl der Arten des Subgenus *Eumusa:* Tragblatt durch und durch dunkelpurpurrot (bei primitiven Formen mit persistenten Tragblättern etc. auch mit ± Grün, bei andern und z. T. sehr abweichenden Arten resp. Varietäten ± gelb bis rein gelb), recht oft mit dickem blauem Wachsüberzug der Außenseite. Mehrblättriger Hüllteil ebenso ausgesprochen und einheitlich dunkel purpurrot bei *Musa paradisiaca* subsp. Zürich im obern Teil mit Gelb gemischt, bei wenigen Formen Gelb vorherrschend (Anmerkung 3, p. 265). — Die Tragblätter sind kürzer, dünner, weniger persistent und wenig zahlreich. Hierdurch und wohl auch infolge des Auftretens von nur einer Farbkomponente ist dem Licht der Zutritt zu den jungen Organen wohl weit früher möglich als bei den Physokaulideen. — Das Subgenus ist also in seinen meisten Vertretern charakterisiert durch Auftreten

[1]) Siehe Materialbeschreibung, insbesondere *Zürcher Rhodochlamydee*. Es ist zu bemerken, daß bei Tragblatt und Blüten die Farben relativ spät auftreten; ferner läßt sich leicht feststellen, daß bei beiden die Färbung von der Spitze nach der Basis fortschreitet, was aus den geschilderten Verhältnissen leicht verständlich ist. Ebenso ist leicht festzustellen, daß die Tragblätter sich vor den Blüten zu färben beginnen.

einer intensiven und zudem einheitlichen, nicht grünen dunklen Eigenfarbe, die dem Tragblatt und dem mehrblättrigen Hüllteil überdies gemeinsam ist. Sehr häufig ist starke Bereifung des Tragblattes, die Regel ist auch hier das Fehlen gelber Farbe. Wo letztere auftritt, ist sie nicht auf die Spitze des Tragblattes beschränkt und von anderen Farben nicht so scharf abgesetzt wie bei den folgenden.

Die *Zürcher Rhodochlamydee* = *M. rosacea?* resp. subg. *Rhodochlamys:* Tragblatt wenigstens teilweise (*M. coccinea*), meist aber ganz mit einer hellen weithin auffallenden Nüance von Rot (inde nomen! p. 245, Anm. 1) und häufig, wenn nicht immer mit dottergelber Färbung der äußersten Spitze. Während letztere Farbe wenig individuelle Schwankungen zu zeigen scheint, ändert der hellrote Grundton leicht und stark (mit Lichtschwankungen bei der untersuchten Art) und geht durch verschiedene Nüancen und Lila in Weiß über. Der mehrblättrige Hüllteil ist rein dotter- oder goldgelb oder wird ± weiß. — Die Tragblätter fallen meist wenige Stunden nach dem Öffnen ihrer Blüten ab, sind kurz und schwächlich. Nur relativ wenige bilden den Infloreszenzkolben. Die jungen Organe gelangen also wohl schon auf noch relativ recht jungen Stadien zum Lichtgenuß. — Gesamtcharakter: Allgemeine Reduktion des Tragblattes unter Aufhellung der roten Farbe bis zum Farbverlust und unter Auftreten von Gelb an Tragblattspitze und an dem mehrblättrigen Hüllteil. Tragblatt ohne intensiven Reifüberzug. Junge Organe auf relativ recht frühen Stadien vom Licht beeinflußt?

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich aber mit Sicherheit, daß die Farbänderungen der Hülle in der Hauptsache auf den Stoffwechselbedingungen der ganzen Infloreszenz[1]) beruhen und nicht auf Besonderheiten im Stoffwechsel der Kronblätter, wie dies sonst die Regel zu sein scheint. Die früher betonten nahen Beziehungen von Kelch und Brakteen und die immer schärfere Differenzierung der Kronblätter in zwei seitliche und ein medianes weisen ferner daraufhin, daß im Bereich der Blüte bei den Bananen die Kelchblätter für die Farbe des mehrblättrigen Hüllteils maßgebend sind. Mit anderen Worten: die seitlichen Kronblätter schließen sich auch in der Farbe immer mehr den Kelchblättern an, nachdem sie durch immer größere Annäherung in Zeit und Raum der Anlage und immer frühere und stärkere Entwicklung der gemeinsamen basalen Wachstumszone und endlich Insertion auf derselben als ± unbedeutende, rudimentäre Organe immer mehr in die Einflußzone der ältern und weit kräftiger wachsenden Kelchblätter geraten sind.

2. Die zweite Reihe hier wichtiger Beobachtungen betrifft die Gestalt der Blütenhüllblätter in abnormen Bildungen. · Bei Fruchtblüten von *Ensete* ist häufig das eine und zwar bald das linke und bald das rechte (oder auch beide) seitliche Kronblatt

[1]) Daher auch gelegentlich entsprechende Färbung von Infloreszenzachse, sogar Infloreszenzträger.

ähnlich (Fig. 20) oder genau gleich entwickelt wie das mediane. Der Unterschied von Kelch- und Kronblättern ist ein durchgehenderer und fällt bei der verschiedenen Form, Aderung, Oberflächenbeschaffenheit und deutlicher, wenn auch nicht sehr großer Farbendifferenz sofort auf. Dies ist um so bedeutungsvoller, als die betreffenden Blüten zugleich chorisepal und aktinomorph, also in sehr bedeutungsvollen Eigenschaften auffallend primitiv sind. Das Verhalten der nichtfruchtenden Blüte und der Mehrzahl der (meist oberhalb der erwähnten Abnormitäten inserierten) Fruchtblüten stellt damit schon eine weit vorgeschrittene Stufe in der Differenzierung der Kronblätter und der Annäherung der seitlichen Kronblätter an die Kelchblätter dar.

Daß bei der Differenzierung der Kronblätter lokale Faktoren, die auf das einzelne Primord im wesentlichen beschränkt sind, eine Rolle spielen, ergibt sich daraus, daß neben obigen Pelorien auch eine zweite Gruppe — allerdings weit seltener — vorkommt, bei denen auch das mediane Kronblatt den fädigen Bau der seitlichen hat. Es ist dabei stets ebenfalls am obern Rand der Perigonröhre inseriert, die hier median ebenso geschlossen ist, wie auf den Seiten.

Ein weiterer Beweis liegt im Auftreten folgender Mittelform:

Fig. 23 a—c. Axoskopes Kelchblatt von *M. Ensete,* dessen mediane Hälfte ganz die Form und Struktur eines medianen Kronblattes hat. Das echte mediane Kronblatt findet sich daneben an üblicher Stelle. Zu betonen ist, daß die Annäherung hier im umgekehrten Sinne verläuft, daß der Kelch kronblattartig wird. Für eine Erklärung fehlt jeder Anhaltspunkt.

Der mehrblättrige Hüllteil der höher spezialisierten Bananenarten erinnert nun in jeder Beziehung an das bunte Perigon der meisten *Liliazeen* und anderer Monokotylen. Der durch Freibleiben des medianen Kronblattes der Bananen gegebene Unterschied ist prinzipiell nicht von Bedeutung, weil er auf lokalen Wachstumsbesonderheiten beruht. Ich erlaube mir daher ihn zwecks Hervorhebung des Wesentlichen in den folgenden Zeilen zu vernachlässigen.[1])

Der perigonartigen Hülle der spezialisierten Arten steht die der pelorischen Fruchtblüten mit 2—3lippigen Kronblättern und scharfer Trennung von Kelch und Krone gegenüber, d. h. eine ausgesprochen heterochlamydeische Blüte nach Form und Anatomie der Blätter, zudem mit deutlicher Farbenverschiedenheit beider Kreise. Von der üblichen eigentlichen heterochlamydeischen Blüte weicht sie nur dadurch ab, daß ihr Kelch nicht grün ist. Das Fehlen von Grün am Kelch kann mit der Entwicklung im

---

[1]) Wie die im vorletzten Absatz erwähnten Pelorien mit allseitig geschlossener Perigonröhre und drei fädigen rudimentären Kronblättern zeigen, lag für die Bananenblüte sogar die Möglichkeit zur Bildung einer entsprechenden einheitlichen Hülle ohne Differenzierung der Kronblätter unter sich vor. Die Hülle hätte dann im Prinzip etwa den Anblick von Hyazinthen-, resp. Muscariblüten mit buntem sechszipfeligem bis sechsspaltigem Perigon geboten.

Dunkeln begründet werden, bildet deswegen wohl keinen prinzipiellen Grund, diese Blüten nicht als ursprünglich echt heterochlamydeisch aufzufassen. Wenn dies aber erlaubt ist, so ist auch der Nachweis erbracht, daß hier aus einer heterochlamydeischen Hülle resp. Blüte eine homoiochlamydeischpetaloide Hülle resp. Blüte entstanden ist, und daß das bunte korollinische Perigon hier also etwas Sekundäres ist, wiewohl es durch seine Einheitlichkeit gegenüber der differenzierten heterochlamydeischen Hülle nach bekannten Regeln als primitiv angesehen werden könnte.

Hieran knüpft sich naturgemäß die Frage, ob dieser Feststellung eine Gültigkeit auch außerhalb der Bananen zukomme. Leider sind solche Untersuchungen schon bei den andern *Musazeen* fast ganz aussichtslos, weil alle Gattungen (wie übrigens oft auch *Musa*) als homoiochlamydeisch beschrieben sind, die Literatur also keine Hinweise bietet. *Kannazeen* und *Marantazeen*

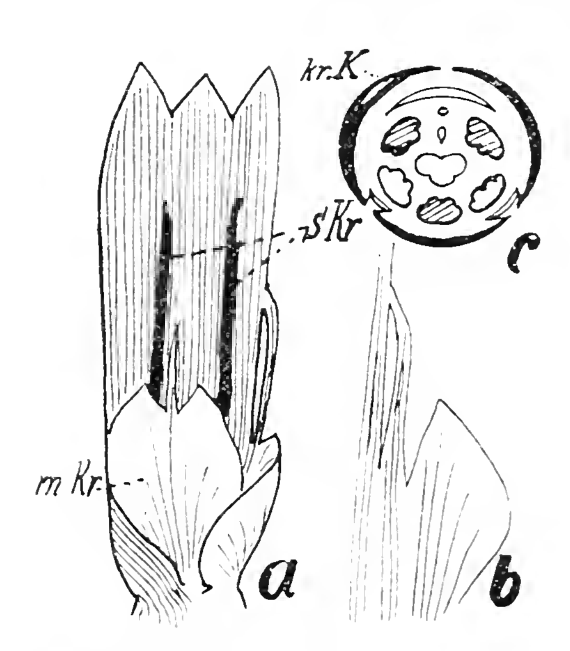



Fig. 23. *M. Ensete II.* Abnorme Kelchbildung.

*a* Blüten von hinten, ohne Sexualorgane. *b* Kronblattartige Hälfte des linken Kelchblattes, von innen. *c* Diagramme der betreffenden Blüte. *kr.K* Kronblattartiger Kelchteil.

sind heterochlamydeisch (allerdings öfters mit bunter Färbung von Kelchteilen). Nur bei den *Zingiberazeen* scheinen noch beide Hülltypen in scharf unterschiedenen Formen vorzuliegen. Doch ist bei ihnen wie bei den *Mikrospermae, Iridaceae* und *Asparagoideae*, wo ebenfalls beide Hüllformen nebeneinander vorkommen, die Gewinnung annähernd ebenso sicherer Resultate wie bei *Musa* dadurch sehr erschwert, daß es sich dort nicht um Angehörige einer Gattung, und zudem nicht um Gattungen mit so extremen, teils primitiven, teils hochspezialisierten Formen handelt wie bei *Musa*.

Die Frage ist aber nicht nur wegen der Beurteilung der Familien der Monokotylen wichtig, sondern auch mit Rücksicht auf die strittige Stellung der Monokotylen zu den Dikotylen. Ein Beitrag zur Lösung dieser Frage ist auch so zu erreichen, zumal die Verteilung der beiden Blütentypen in beiden Klassen sehr ungleich ist. Bei den Dikotylen, die ja von mehreren Forschern neuerdings als primitiv angesprochen werden, ist bei insektenblütigen Pflanzen heterochlamydeische Ausbildung vorherrschend, gleichmäßig bunte Färbung von Kelch und Krone dagegen äußerst selten (z. B. *Salvia splendens*). Bei den insektenblütigen Monokotylen ist dagegen ein buntes Perigon wohl im ganzen

häufiger als eine ausgesprochen heterochlamydeische Hülle. Sollte die Frage nach dem Zusammenhang der beiden Blütenformen allgemein in obigem Sinne, d. h. der Ableitung des bunten bikorollinischen Perigons von der heterochlamydeischen Hülle entschieden werden, so wäre für die Stellung der Dikotylen zwischen Gymnospermen und Monokotylen eine sehr beachtenswerte neue Stütze geschaffen.

Von Änderungen der Nomenklatur resp. einem obigen Resultat entsprechenden Ausbau derselben sehe ich hier ab, wiewohl ich mir von einer Benennung, die mehr als bisher auf dem mutmaßlichen genetischen Zusammenhang basieren würde, eine wesentliche Erleichterung und Förderung solcher Studien und damit eine wichtige Klärung des Systems verspreche. Für den jetzigen Stand ist ja zur Genüge kennzeichnend, daß zur Bezeichnung der Blütenhüllen, gleichviel welcher Art, zwei Fremdwörter zur Verfügung stehen: Perianth (früher auch nur für Kelch verwendet mit Ausschluß der Krone!) und Chlamys (letzteres freilich meist in Zusammensetzungen verwendet) und daß ferner das Wort Perigon sowohl für eine Hülle aus einem als aus zwei Kreisen und hier wieder für kelchartige, brakteoide oder prophylloide und zugleich für kronartige petaloide resp. korollinische Ausbildung verwendet wird. Dasselbe gilt für homoiochlamydeisch; auch dieses Wort umfaßt nach obigem verschiedene Typen, die nicht zusammengehören nach ihrer Entstehung, sondern ihre Gleichartigkeit wenigstens z. T. sekundären Umbildungen verdanken. Für die üblichste Ausbildung der Blütenhülle der Dikotylen endlich, die heterochlamydeische, fehlt eine kurze Bezeichnung (mit Ausnahme der deutschen Bezeichnung Kronblüte).

## B. Die Staubblätter.

Rekapitulation: Die Staubblätter stehen zu 5 oder 6 scheinbar in einem Kreise, legen sich aber in zweien an. Aus der Ontogenie zeigt sich, daß ihre Zahl durch die räumlichen Verhältnisse bei der Anlage bedingt ist. Ebenso ist die Gesamtlänge, die gestreckte Form der Antheren, ihre basifixe Verbindung mit dem Filament und etwas geringere Länge der Filamente der inneren Staubblätter ursprünglich durch die Raumverhältnisse verursacht. Wo bei Fruchtblüten Staubgefäße vorkommen (*Ensete*), sind sie kürzer als in nichtfruchtenden Blüten. Meist fehlt ihnen in den Fruchtblüten die Anthere; auch die Filamentlänge nimmt mit höherer Organisation bei diesen Resten ab; bei den Fruchtblüten der *Zürcher Rhodochlamydee* fallen sie unter Hinterlassung von scharfumgrenzten Narben auf dem Blütenboden ab. — Bei *M. Cavendishii* fehlt wenigstens den obersten, wenn nicht allen nichtfruchtenden Blüten das Vermögen, in den Antheren Pollen zu erzeugen.[1])

Die äußere Entwicklung des Staubblattes vollzieht sich, wie ja auch in vielen anderen Fällen, in 3 Etappen. Erst entwickelt sich die ganze Anthere bis zu voller Größe, dann erst das Filament. Als 3. Etappe reiht sich die der Pollenreifung an. Bei *Ensete* wächst das Filament so lange, bis die Anthere allseits im weiteren Vordringen gehemmt wird. Das bisher schwache Filament

[1]) Solche Rückbildungen finden sich übrigens auch bei Varietäten von *M. parad.* subsp. *sapientum.* Tischler erwähnt in seiner letzten Arbeit, p. 51, für die Rasse „Kipanji“ sogar völligen Verlust der ♂ Blüten, resp. der Blüten am Infloreszenzende.

kräftigt sich nun, krümmt sich im untern Teil nach außen und hilft so beim Öffnen der Blüte mit. Bei den andern Arten füllen die Sexualorgane die Blüte nicht aus. Die Filamente zeigen deshalb keine Krümmung. Das Öffnen der Blüte erfolgt bei ihnen ohne Hilfe der Sexualblätter.

## 1. Unterschiede nach der Art.

Die fertigen Staubblätter der verschiedenen Arten zeigen große Übereinstimmungen im Gesamtbau wie in den Proportionen von Filament und Anthere. Sie unterscheiden sich hauptsächlich durch die Farbe der Anthere, z. B. dunkelrotbraun bei *Ensete*, gelb bei *Zürcher Rhodochlamydee*. Das Konnektiv und das obere Ende des Filaments zeigen bei *Ensete* eine der Antherenfärbung entsprechende Tüpfelung. Das Filament ist weiß. Der einzige mir noch bekannte ± durchgreifende Unterschied ist die Krümmung des Filaments und die Druckspuren auf dem Querschnitt bei den Arten mit Verklebung der Ränder des mehrblättrigen Hüllteils, gerades Filament

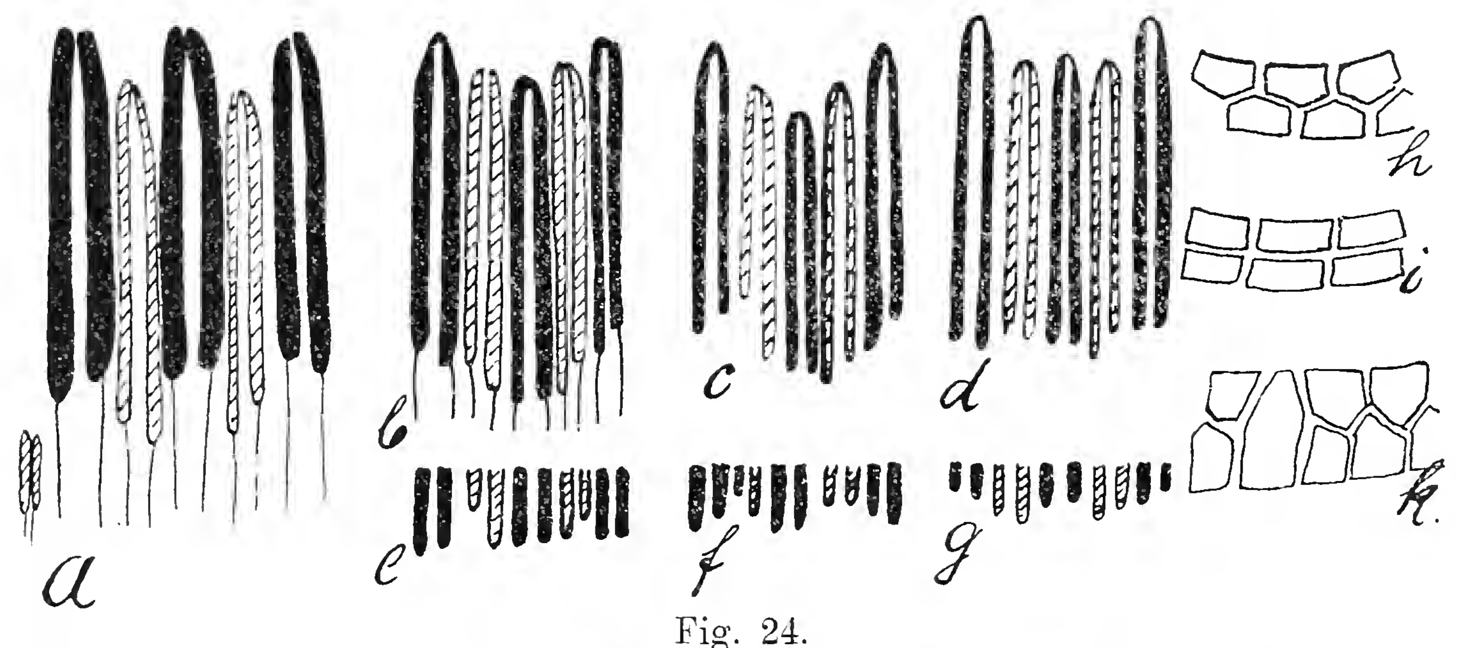



Fig. 24.

*a—g* Antherenlängen nach frischem Material. Mit schwarzen Antheren: äußerer Kreis; mit schraffierten Antheren: innerer Kreis. Med. inneres Staubblatt meist weggelassen. *a* Normale Differenzen bei allen Arten. *b—g* Extreme Abweichungen bei der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea*?); in der untern Reihe nur die Antherenenden gezeichnet. *h—k* Blütenanordnung in zweireihiger Schar; *h* normal, *i* superponiert, *k* durchbrechend. Oben die innere, unten die äußere Reihe (s. Fig. 1).

und rundlicher Querschnitt bei den andern. Bei letzteren findet sich zudem öfter eine deutliche Konnektivverbreiterung [1]) (s. p. 349).

## 2. Unterschiede der Blätter des äusseren und inneren Kreises. (Fig. 24.)

Fast ganz wurde bisher übersehen, daß sich die Blätter der beiden Kreise unterscheiden. Meines Wissens hat einzig Crüger darauf aufmerksam gemacht, daß das Filament der innern Blätter kürzer ist (die Antheren zeigen keine wesentlichen Differenzen!), indem es bei ihnen etwas später zur Entwicklung kommt als bei den äußern. Bei allen untersuchten Infloreszenzen [2])

---

[1]) Normal und sehr groß ist diese Verbreiterung z. B. bei *M. Basjoo* (s. Möb. II, p. 46, Fig. 28), doch ohne Differenzierung der Kreise in diesem Punkte.

[2]) Trockenes Material eignet sich hierzu meist gar nicht.

aller 5 Arten fand ich diese Regel stets bestätigt, so daß ich alle damit in Widerspruch stehenden Abbildungen (und sie bilden die Regel!) für durchaus verbesserungsbedürftig halte. Andererseits wird für *Musa coccinea* Asymmetrie der Antheren erwähnt, jedoch ohne Angabe, ob sie überall oder nur bei einzelnen zu finden sei. Ich fand solche Asymmetrie stets bei den seitlichen Blättern beider Kreise, während die medianen Blätter fast stets symmetrisch aufgebaut sind (s. u.), so daß ich an der allgemeinen Verbreitung dieser Besonderheit nicht zweifle, wiewohl die Abbildungen auch hiervon nichts zu zeigen pflegen.

Die Crüger'sche Regel über die Längendifferenz ist immerhin dahin zu korrigieren, daß die äußeren Staublätter (abgesehen von Ausnahmefällen) länger sind als die innern, daß aber das mediane äußere, besonders der äußern Blütenreihe in zweireihigen Scharen, wieder kürzer ist als die seitlichen äußern und oft nur so lang wie die seitlichen innern. Dies Staubblatt, das in erster Linie (durch die Blütenhülle) im Kontakt mit der Braktee steht (bei zweireihigen Scharen natürlich nur das der Außenreihe) ist entsprechend stärker im Längenwachstum gehemmt als die seitlichen, denen es Raum schafft. In der Innenreihe ist es zwischen die Blüten der Außenreihe eingeklemmt, nach oben aber nur durch die Hülle gehemmt und daher im allgemeinen besser entwickelt.

Die in der Mediane stehenden Staubblätter, gleichgiltig ob dem innern oder äußern Kreise angehörig, sind fast stets streng symmetrisch gebaut, die seitlichen dagegen asymmetrisch und zwar ist die Asymmetrie meist bei den innern weit stärker ausgeprägt. Regel ist, daß die medianwärts gerichtete Antherenhälfte (also die axoskope (s. Fig. 2) beim äußern hintern, die phylloskope beim innern und vordern Staubblatt) tiefer reicht. Doch finden sich mannigfache Abweichungen beim einen und andern Blatt, so daß das Andrözeum als ganzes oft etwas unsymmetrisch ist (s. die Fig. 24c). Immerhin ist es auf Grund dieser Asymmetrie und der Längendifferenzen fast stets möglich, in gleicher Höhe abgeschnittene Staubblätter einer Blüte wieder richtig zusammenzustellen!

Als Hilfsmittel kommt noch dazu, daß die Filamente, besonders bei *Ensete* (selten bei den andern Arten) oft je nach der Zugehörigkeit zum einen oder andern Kreis nahe der Basis verschiedenen Querschnitt zeigen; bei den innern, die vor den Suturen des Griffels, zwischen 2 Fruchtblättern und 2 Staubblättern stehen, ist er sehr häufig ± rautenförmig bis trapezoid[1]), auf dem Radius verkürzt, bei den seitlichen äußern, die vor den Fruchtblättern stehen, dagegen in der Regel rundlich keilförmig (bis stumpf dreieckig), die Spitze nach innen. Wo die Staubblättter entgegen der üblichen definitiven Stellung in einem Kreis deutlicher in 2 Kreise gesondert sind, ist der Querschnitt etwas modifiziert. Es können dabei die innern Staubblätter mehr nach innen stehen,

[1]) Vergleiche den Querschnitt in Möbius II, p. 47, Fig. 29 A.

oder auch mehr nach außen treten, so daß sie außerhalb der äußeren stehen. Es liegt dann Obdiplostemonie vor (nur einmal in guter Ausbildung beobachtet!).

Bei *Cavendishii* ist das Konnektiv und Filament der äußern Staubblätter oft viel breiter als das der innern. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* tritt dieser Unterschied noch regelmäßiger auf, doch weniger extrem.

### 3. Abhängigkeit der Ausbildung des medianen innern Staubblattes von andern Blütenteilen und von der Stellung der Blüte in der Schar.

Bei *Ensete* ist die Variation des medianen innern Staubblattes eine sehr große. Lange bemühte ich mich vergeblich, eine Ursache für die Größe in jedem einzelnen Falle zu finden. Die schließlich erlangten Resultate sind folgende für die nichtfruchtenden Blüten:

1. Wo das mediane Kronblatt fädig entwickelt ist, ist das 6. Staubblatt auffallend groß und wo das mediane Kronblatt sehr groß ist, ist das Staubblatt oft auffallend klein.

2. Ein Zusammenhang mit der Größe der andern Staubblätter, insbesondere der benachbarten äußern, oder mit dem Griffel war trotz sehr zahlreicher Messungen nicht zu finden.

3. Summiert man in zweireihigen Scharen die Länge des medianen innern Staubblattes einer großen Zahl von Blüten der Innenreihe und vergleicht sie mit der Summe einer entsprechenden Zahl von Blüten der Außenreihe derselben Brakteen, oder vergleicht man nur die Länge von Staubblättern, die über ein gewisses Minimum hinausgehen, so zeigt die Außenreihe in der Regel höhere Zahlen als die Innenreihe. Die Mediane der Blüten der Innenreihe berührt nach innen die darüber folgende Braktee (derselben Dreierzeile), so daß der Blütenquerschnitt dort abgestumpft wird (Fig. 24h); also Wachstumshemmung, insbesondere des rudimentären Organs (oft auch der seitlichen äußern Staubblätter). Die entsprechende Stelle der Blüte der Außenreihe springt zwischen den Blüten der Innenreihe vor (Fig. 24h), so daß die darauf befindlichen Organe weniger gehemmt sind. (Vergl. dazu oben unter „2. Unterschiede der Blätter des äußern und des innern Kreises“ das Verhalten des medianen äußern Kelchblattes!)

4. Wo ausnahmsweise die Blüten der Außenreihe mit denen der Innenreihe nicht alternieren, sondern der Innenreihe superponiert sind (Fig. 24i), so daß der Tiefenquerschnitt, besonders aber die innere mediane Ecke in der Ausbildung gehemmt ist, ist auch das 6. Staubblatt der Außenreihe sehr stark gehemmt.

5. Wo eine Binnenblüte einer Reihe sich weit zwischen oder ganz durch die andere Reihe schiebt, so daß sie von einer Braktee ± zur andern reicht (Fig. 24k), tritt (neben Vermehrung der Zahl der Organe eines Kreises und andern Abnormitäten) meist auch bessere Ausbildung des 6. Staubblattes auf.

6. Summiert man die Länge der medianen innern Staubblätter des rechten Endes, der Mitte und des hintern Drittels jeder Schar, so daß auf jede Gruppe gleichviel Blüten entfallen, so nimmt die Summe der Längen von rechts nach links ab. Bei der sehr großen Variation ist jedoch eine Berücksichtigung der Summen aus mehreren Scharen geboten.

7. Die Randblüten links und rechts, noch mehr deren nächste Binnenblüten zeigen oft auffallend große mediane innere Staubblätter, wie auch ihr Blütenbodenquerschnitt weit größer ist als der der Binnenblüten.

8. In den Fruchtblüten von *Ensete* ist das mediane innere Staubblatt ebenso gut, bei *Cavendishii* fast so gut entwickelt als die andern (détails s. oben). Der Blütenboden ist hier relativ sehr groß, also viel Platz zur Entwicklung vorhanden.

Die Größe des medianen innern Staubblattes ist also im allgemeinen bedingt durch den Querschnitt der Blüte — resp. die Größe des Blütenbodens, ferner durch den Umstand, ob die mediane hintere Ecke desselben durch Druck im Wachstum gehemmt ist oder nicht — durch die Ausbildung des medianen Kronblattes und endlich durch die Entfernung vom rechten Ende der Schar, indem die Ausbildung der Blüten von rechts nach links allgemein abnimmt.

## 4. **Der Pollen.**

Der schwachgrüne bis gelbe Pollen von *M. Ensete* ist bekanntlich mit halbkugeligen grünlichen Warzen besetzt, deren Zahl schwankt. An ein und demselben Pollenkorn ist die Verteilung bei genauem Zusehen etwas verschieden, so daß eine Feststellung der Zahl sehr erschwert ist. Eine für den Austritt des Schlauches bestimmte und besonders geformte Stelle konnte auch ich nicht finden. — Der Pollen der *Zürcher Rhodochlamydee* ist durchaus glatt wie der der meisten Bananen.

Die Angabe, daß der Pollen von *Ensete* schon in der Anthere austreibe (so auch von Wittmack bei einem Exemplar konstatiert) ist von Palla nachgeprüft worden mit dem Resultat, daß eine Verwechslung der Pollenschläuche mit langgestreckten Zellen der Antherenwand vorliege, die mit dem Pollen abgelöst werden.[1]) Ich muß auf Grund meines Materials das Vorkommen von Pollenschlauchbildung in der Anthere bestätigen, immerhin mit der Einschränkung, daß bei *Ensete II* eine solche sozusagen ganz fehlte (in Übereinstimmung mit dem von Palla untersuchten Exemplar und dem 2. Exemplar Wittmacks) und nur in den ganz vertrockneten Pollenmassen einiger welker Blüten unsichere Spuren

[1]) Nach Möbius II, p. 47, findet sich in der äußern Antherenwandung von jedem Pollenfach bei *M. Basjoo* eine Wucherung, die unter der Epidermis große Schleimzellen enthält (s. seine Fig. 29 B und Fig. 28). Diese sonst nicht bekannte Bildung, deren biologische Bedeutung unbekannt ist, stellt wieder etwas ganz anderes dar als die Pollenschläuche oder die von Palla beschriebenen Gebilde.

davon zu finden waren. Bei *Ensete I* fand sie sich dagegen in jeder geöffneten oder sich öffnenden Blüte, so daß die Schläuche an der Antherenbasis am längsten waren (bis ca. 10 Pollenkorndurchmesser) und nach oben, soweit die Anthere noch nicht geöffnet war, immer kürzer wurden oder ganz fehlten. Ich hatte den Eindruck, daß das Öffnen der Anthere der Schlauchbildung folgt, also ± von ihr hervorgerufen wird. Zu einer genauen Untersuchung hatte ich keine Zeit. Der Pollenschlauch hat übrigens ein durchaus anderes Aussehen als die von Palla an seiner Stelle untersuchten Gebilde. Er steht mit dem einen Ende stets senkrecht auf der Oberfläche des Korns (ich fand auch nie einen Pollenschlauch, der nicht mehr in Verbindung mit dem Korn gewesen wäre!) und krümmt sich entweder kurz nach dem Austritt oder später oder bleibt ziemlich gerade. Es herrscht also in den Formen durchaus keine Konstanz. Sein Durchmesser ist etwas kleiner als der Radius des Pollenkorns, nach dem freien Ende zu wieder ein klein wenig vergrößert. Der Schlauch besteht aus einer einzigen Zelle.

Nach Tischler (s. auch die eben erschienene Arbeit von d'Angremond) verläuft die Pollenentwicklung überaus unregelmäßig bei den meisten Rassen von *M. sapientum* („Tetraden"[1]) bis zu 10 Teilkörnern). Trotzdem kann auch hier normale Schlauchbildung erzielt werden. Bei den afrikanischen Rassen *Dole* und *Tebwa* fand Tischler bereits in den Antheren alle möglichen Keimstadien des Pollens. Für var. *Lualua* zeichnet er ihn ca. 6 Pollendurchmesser lang und ca. $^1/_5$—$^1/_3$ so breit mit auffallend schwankender Kontur, wie ich sie bei *Ensete* nie fand. Sehr beachtenswert ist, daß die Reduktion auf verschiedenen Stadien einzusetzen scheint und daß eine Veränderung der Chromosomenzahl (8, 16 und 24) und der Kerngröße (314, 636 und 912) bei den Rassen *Dole, Radjah* und *Kladi* (der Pollen und Samenreduktion parallel?) zu finden ist. Die Ausdehnung dieser Untersuchungen auf *Ensete* als primitive und auf *Cavendishii* etc. als höchststehende Formen wäre von Interesse.

## C. Das Gynoeceum.

Wegen des engen Zusammenhangs mit dem Geschlecht und der Einteilung der Blüten kann ein großer Teil der Eigenschaften der Fruchtblüte erst im folgenden Teil besprochen werden. Es gehören hierher vor allem die Reduktion des Fruchtbildungsvermögens, der Samenfächer und des Griffels nach der Infloreszenzspitze hin, die Differenzen in der Ausbildung der Samenlagen und parallele Änderungen an den Staubblättern und der Blütenhülle. Das Wesentlichste in dieser Hinsicht zeigt eine Prüfung von Tafel I.

---

[1]) Nach Möbius II, p. 48, hat der ganz junge Pollen bei *M. Basjoo* eine kugeltetraedrische Form (s. seine Fig. 29 C), als Beweis der bei Monokotylen sonst seltenen tetraedrischen Teilung der Urmutterzelle. Vergl. meine spätern Angaben (V. Teil) über auffallend große tetraedrische Pollenkörner ohne Kern und Protoplasma in der Fruchtregion von *Ensete.*

Hier sei nur erwähnt, 1) daß ich den dicken Griffel der Trugfrüchte nicht für eine ursprüngliche Bildung halten kann, sondern als durch Hypertrophie aus dem schlankern der obern Fruchtscharen z. B. von *Ensete II* 23 ff. hervorgegangen ansehe; 2) daß die größeren Ovula sich von den kleineren durch das Fehlen einer Geweberückbildung[1]) auszeichnen, also vollständiger sind, und mit der Samenbildung in Beziehung zu bringen sind, sowie daß sie in den unteren Teilen der Fächer stehen; 3) daß in den Trugfruchtblüten trotz scheinbar guter Entwicklung des weiblichen Geschlechts die haploide Generation auf der ganzen Linie zurücktritt, also im männlichen und im weiblichen Geschlecht, daß aber im Zusammenhang mit der günstigen Stellung und Ernährung an der Infloreszenzbasis die vegetativen, resp. diploiden Teile um so mehr hypertrophieren, je später sie zur Anlage und Entwicklung kommen. (Die Reduktion der haploiden Teile kann soweit gehen, daß auch benachbarte vegetative Teile, wie die Integumente, völlig unterdrückt werden.) 4) daß die Griffelreduktion abhängig ist vom mechanischen Widerstand gegen sein Längenwachstum, also indirekt davon abhängig ist, ob die Blütenhülle genügend fest verklebt wird oder freibleibt.

Die Narbe jedes Fruchtblattes ist seicht zweilappig. Bei guter Entwicklung ist sie mit großen Papillen besetzt.

## 1. **Artunterschiede im Griffel** (s. Taf. XIII).

Der Griffel der Fruchtblüten von *Ensete* verjüngt sich erst und erreicht im untern Drittel ungefähr den geringsten Durchmesser; von hier aus verbreitert er sich langsam wieder, um ganz stumpf zu enden, hat also im ganzen Keulenform. Bei den Fruchtblüten von *M. Cavendishii* (und *rosacea, violascens, coccinea)*, auch den nichtfruchtenden Blüten von *discolor* besteht er dagegen aus einer Säule von gleichmäßigem Querschnitt, der die kurze bis kugelförmige oder etwas abgeflachte (ev. am Rand strahlige) Narbe aufsitzt. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* konnte nur der Griffel der nichtfruchtenden Blüten untersucht werden. Er löste sich nach oben in 3 Fruchtblätter auf, die nur schlanke Säulchen ohne eine Spur einer Narbe bildeten. Die Griffel der nichtfruchtenden Blüten zeigen in der Regel deutliche Reduktionen (s. Tafel XIII und unten: Geschlecht der Blüten). Der Griffel der obern Fruchtblüten von *M. Ensete* kann schlanker sein als der der untern Fruchtblüten, resp. der Trugfruchtblüten.

## 2. **Exzentrische Stellung des Griffels** (speziell bei *Ensete*); **Honighöhle und Honigspalte.**

Während Samenfächer, Honigdrüsen und Fruchtfleisch auf dem Fruchtknotenquerschnitt ziemlich gleichmäßig verteilt sind, zeigt der Griffel in den ausgewachsenen Blüten, besonders den Fruchtblüten, eine exzentrische Stellung und vermehrt so in hohem Maße die Zygomorphie der Blüte. Auffallend ist, daß diese Exzentrizität bei *M. Ensete* eher ausgeprägter ist als bei *Cavendishii, Zürcher Rhodochlamydee, M. paradisiaca* subsp. Zürich und *discolor,*

[1]) Siehe die letzte Arbeit Tischlers und d'Angremond.

wenigstens fand ich bei letzteren nie so extreme Fälle. Ferner zeigen auch regelmäßig die Fruchtblüten von *M. Ensete* (Fig. 25 b und c und Fig. 7 f) eine stärkere Verschiebung als die nichtfruchtenden Blüten (Fig. 25 a und Fig. 7 d.). Die Verschiebung findet in der Mediane statt, so daß der Griffel von der Mitte nach vorn rückt, wobei das mediane vordere Fruchtblatt sich dem medianen phylloskopen Kelchblatt stark nähert, während die hinteren seitlichen (axoskopen) Fruchtblätter nach der Mitte gerückt werden und so vom medianen Kronblatt und den seitlichen Kronblättern ± weit abstehen. Die Basalteile der phylloskopen Fruchtblätter schließen sich dabei aufs engste an Staubblattbasis etc. an, so daß im vorderen Teil der Blüte sozusagen nichts sichtbar ist (Fig. 25 b und c und Fig. 7 c, d und f) und kein weiteres Organ dort Platz hat; nach der Infloreszenzachse zu laufen dagegen die Basen der

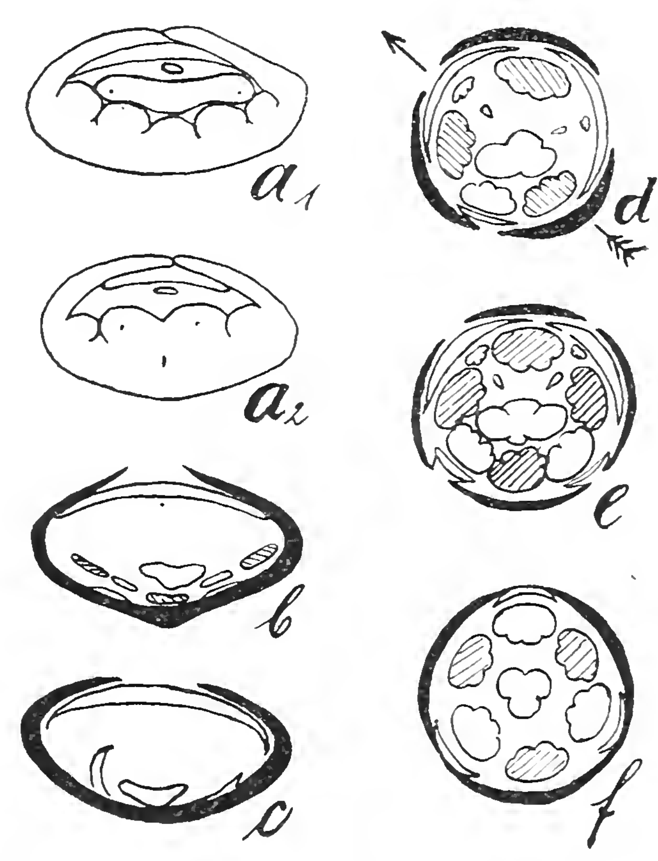



Fig. 25. *a—c* Nach Schnitten am Griffelgrunde: Exzentrizität und Zygomorphie des Griffels bei Blüten von *M. Ensete.*

$a_1$ Nichtfruchtende Blüte. $a_2$ dito, etwas tiefer geschnitten. *b* Normale Fruchtblüte. *c* Fruchtblüte mit extremer Griffelverschiebung und tiefer Insertion der ± lippenartigen seitlichen Kronblätter.

*d—f* Korrelation von Kronblattentwicklung, resp. Kelchtrennung und Honighöhle. Fruchtblüten von M. *Ensete*, alle mit fast normalem Andrözeum.

*d* Zweilippige dreistrahlige Blüte mit zwei Honighöhlen und zwei offenen Spalten. *e* dito, aber vierstrahlig. *f* aktinomorphe Röhrenpelorie, ohne Lippe und ohne Honighöhle, stärker vergrößert als *d* und *e*. Da an Stelle der Staubblattfilamente, die beim Schnitt getroffen werden, die Antheren eingetragen wurden, ist die Raumausfüllung in *d*, *e* u. *f* nicht der Wirklichkeit entsprechend.

seitlichen Fruchtblätter allmählich in eine flache weite Vertiefung aus, die „Honighöhle", die unmittelbar vor dem medianen Kronblatt einen steil aufgerichteten Rand zeigt (Fig. 7 f), auf dem das mediane innere Staubblatt steht. In diese Honighöhle ergießt sich bei *Ensete* durch einen radialen Spalt in der Mediane hinter den Fruchtblättern der Inhalt der Honigdrüse, während der bei

*Cavendishii* und *M. paradisiaca* [1]) (nach Schumann) durch zwei laterale vor den seitlichen Griffelsuturen gelegene Spalten austritt, sich dann aber ebenfalls in der Honighöhle als der tiefsten Stelle des Blütenbodens sammelt.

In der Anlage sind alle untersuchten Blüten (Fig. 15 und 16) durchaus zentrisch gebaut. Erst nachdem die Kronblätter sich längst in ein sich stark nach der Seite verbreiterndes kräftiges und zwei schmale rudimentäre Blätter differenziert haben (und meist natürlich auch der Abort des medianen innern Staubblattes deutlich geworden ist) zeigt sich eine ganz schwache Stellungsverschiebung, indem sich hinten ein kleines Stückchen Blütenboden als Anfang der Honighöhle zeigt, während vorn und seitlich alles von den verschiedenen Blättern besetzt ist. Recht deutlich wird sie dagegen erst kurz vor dem Öffnen. Dann ist auch zu bemerken, daß die drei Fruchtblätter nicht mehr unter gleichem Winkel voneinander abstehen. Während sie zuerst Winkel von 120° bildeten, wird der Winkel, den die beiden seitlichen hintern Blätter bilden und in dem die Honighöhle liegt, nun immer größer, in extremen Fällen 160—170° (Fig. 25a und c), während die andern entsprechend um je 20—25° abnehmen. Es liegt also nahe, die exzentrische Stellung des Griffels und die Zygomorphie des letztern auf die Differenzierung der Krone, resp. das Offenbleiben des Kelches nur an einer einzigen Stelle zurückzuführen. Die Richtigkeit dieser Vermutung wird aufs beste dargetan durch dreistrahlige Blüten, bei denen der Kelch an zwei Stellen bis zur Basis gespalten bleibt und bei denen zwei lippige Kronblätter auftreten (Fig. 25d). Hier tritt zwischen jedem lippigen Kronblatt und dem Griffel eine Honighöhle auf, (das Staubblatt dieser Radien kann dabei ganz verschieden stark reduziert sein, resp. median z. B. fehlen, seitlich dagegen ganz normal entwickelt sein!); die betreffenden Fruchtblattwinkel sind dann unter sich gleich. Genau dasselbe gilt für vier- und mehrstrahlige Blüten mit zwei oder drei lippigen Kronblättern und entsprechender Zahl der Kelchbuchten am Blütenboden (Fig. 25e). Bei Röhrenpelorien mit allseitiger Verwachsung (Fig. 25f) und ungefähr gleich starker Reduzierung aller Kronblätter fehlt eine deutliche Honighöhle, steht der Griffel in der Mitte des Blütenbodens und ist $\pm$ aktinomorph, d. h. die Winkel sind alle gleich.

Daraus geht auch deutlich hervor, daß im Gegensatz zu Schumanns Angabe (in Musaceae) die Honighöhle keine selbständige Bildung, sondern eine Nebenerscheinung bestimmter Prozesse ist, daß sie ferner unmöglich am Rudimentärwerden des hinter ihr liegenden (medianen innern) Staubblattes schuld sein kann, da die Staubblattreduktion ja

[1]) *M. paradisiaca* subsp. Zürich konnte hierauf nicht untersucht werden, da die in meine Hände gelangten Blüten abgefallen und der Fruchtknoten meist durch vorübergehende Besucher des Gewächshauses zerstört worden war. Die wenigen intakten Blüten bewahrte ich ganz auf. Es fehlte ihnen übrigens auch eine Honighöhle, Spalten waren nirgends sichtbar. Die Zusammendrängung der Organe und die Raumausfüllung ist eine besonders große.

auf alle Fälle schon lange vor dem Auftreten der Honighöhle einsetzt. Ferner kann sie auch bei Röhrenpelorien eintreten, wo die Honighöhle fehlt und in andern Fällen, z. B. bei manchen Fruchtblüten, findet sie nicht statt trotz Vorhandensein einer großen Honighöhle. Möglich wäre dagegen, daß die Entstehung der Honighöhle Ursache der exzentrischen Griffelstellung wäre. Doch ist wohl folgende Auffassung die richtigere: Der Differenzierung der Kronblätter und dem etwas ungleichen Verhalten der Kelchblätter geht ein ungleiches Wachstum der obersten Fruchtknotenpartien parallel. Wie schon erwähnt, ist kurz vor dem Aufblühen das Blütenprimord von oben gesehen in der Hauptsache zentrisch angelegt. Die dann eintretende exzentrische Stellung der innern Organe tritt erst nach Differenzierung der äußern ein und fehlt, wenn die äußern Organe gleich sind, ist also auf diese Differenzierung der äußern Organe zurückzuführen. Im Fruchtknoten selber, mit Ausnahme der obersten Partien, fehlt ebenfalls solche exzentrische Stellung der Fruchtblätter. Ferner wird vor dem Aufblühen ein ungleiches Längenwachstum der obersten Partien des Fruchtknotens deutlich (Fig. 7c, d und f), indem die hintern Organe in der normalen zygomorphen Blüte von *Ensete* tiefer inseriert erscheinen als die vordern. Bei einem Schnitt, der senkrecht zur Längsachse des Fruchtknotens unmittelbar über der Honighöhle geführt wird, werden (Fig. 25a und 26a) medianes Kronblatt und medianes inneres sowie seitliche (hintere) äußere Staubblätter und seitliche hintere Fruchtblätter oberhalb der Insertion getroffen, während alle vordern Organe auf demselben Schnitt einen gemeinsamen Komplex bilden, da sie unterhalb der Insertionsstelle geschnitten werden. Es zeigt also nicht nur die Blütenhülle sondern auch der Blütenboden (oder der oberste Teil des Fruchtknotens) in den vordern phylloskopen Partien ein geringeres Horizontalwachstum, resp. Zusammendrängung der Organe unter verstärktem Längenwachstum. Die axoskopen Organe resp. Teile zeigen dagegen keine solche enge Zusamendrängung, im Gegenteile eine immer stärkere Weitung der dazwischen liegenden Teile des Blütenbodens in der Ontogenie und kräftige Entwicklung der einzelnen Organe, soweit nicht die frühzeitige Raumkonkurrenz der auf demselben Radius gelegenen Organe (medianes Kronblatt und medianes inneres Staubblatt) die Reduktion des einen herbeiführt. Daß dieses ungleiche Verhalten der axo- und phylloskopen Teile mit dem Auftreten eines gemeinsamen Podiums der ganzen Blütenschar (s. Fig. 6 weiß gelassene Teile unter dem Fruchtknoten) bei den meisten Arten zusammenhängt, braucht wohl nicht weiter betont zu werden, da das Podium ja phylloskop mit der kräftigen Braktee zusammenhängt, während axoskop das Podium und die Schar besser isoliert sind. Dieses ungleiche Wachstum genügt nun zwar, um nicht nur die exzentrische Griffelstellung durch scheinbare oder wirkliche Verschiebung des Griffels auf der Mediane nach vorne phylloskopwärts zu erklären, sondern auch um das Auftreten der Honighöhle hinten (axoskop) begreiflich zu machen und ebenso, um die Differenzierung in den Staub-, Kron-

und Kelchblattkreisen verstehen zu lernen. Doch erklärt es weder die Änderung in der gegenseitigen Stellung der Fruchtblätter (Winkel erst alle ca. 120°, später der mediane bis 170°) noch die starke seitliche Ausdehnung der Blüte.

Die letztere ist, soweit mein Material ein Urteil erlaubt, wenigstens bei nichtfruchtenden Blüten, bei *Ensete* durch folgendes bedingt: Die Fruchtknotenlänge ist ± deutlich abhängig von der Länge des auf die betreffende Schar folgenden Internodiums der Infloreszenzachse und von der Entwicklung der auf derselben Dreier-Parastiche folgenden Braktee und ihrer Schar.[1]) Die untere und obere Grenze der Fruchtknoten liegen in gleicher Höhe wie leichte Knickungen des zugehörigen Tragblattes, die eben durch die genannten Faktoren bedingt sind. Die obere Grenze fällt zudem zusammen mit einer Knickung der Blütenachse (Fig. 6 II). Der Fruchtknoten wächst somit anscheinend an einer Stelle, wo das Wachstum nach der Tiefe am wenigsten gehemmt ist und findet seine Grenze da, wo durch Auftreten einer neuen, von innen her wirkenden Druckkomponente das Tiefenwachstum plötzlich gehemmt wird. Damit ergibt sich zugleich die radiale Verkürzung des epithalamen Blütendurchmessers, die nach der Knospenspitze zu immer stärker wird, so daß ihr oberster Teil ganz flach ist (Vergl. Möbius II Fig. 30 und 29 A mit 28!). Ich habe schon weiter oben darauf aufmerksam gemacht, daß bei der Fruchtreifung die obere Fruchtknotengrenze und die durch den gegenseitigen Druck auf Tragblatt und Achse hervorgerufenen Eindrücke nach oben verschoben werden, und zwar sowohl bei *Ensete* als auch bei den andern Arten (Fig. 6 III). Für die nichtfruchtenden Blüten der andern Arten ist zu beachten, daß die Internodien bei ihnen kürzer sind als bei *Ensete* und daß diese Verkürzung auch von einer Verkürzung des Podiums begleitet ist. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* ist es ganz verschwunden. Der Fruchtknoten der nichtfruchtenden Blüte hat dort nur wenige Millimeter Länge.

Zur Erklärung extremer Stellungsverschiebungen, wie sie Fig. 25 a—c darstellen und zur Erklärung der Verhältnisse in abnormen Blüten (Fig. 25 d und e) genügt aber auch dieser Faktor nicht. Die Beispiele zeigen schon, daß es bei ihnen nicht so sehr auf die allgemeinen Bedingungen als auf die Verhältnisse innerhalb einer Blüte ankommt. Als maßgebender Faktor kann,

---

[1]) Fig. 31 in Möbius II, p. 49 (Längsschnitt durch das Ende eines Blütenstandes von *M. Basjoo*) stellt einen höher spezialisierten Vertreter dar mit zwei- (!) reihigen nichtfruchtenden Blüten, die in der Ontogenie keinem großen Druck mehr ausgesetzt sind. Immerhin ist der Druck, nach Fig. 29 A und dem Verhalten des medianen Kronblattes zu urteilen, noch größer als bei der *Zürcher Rhodochlamydee*. Die Abbildung ist für die Beschreibung der Länge des Blütenbildungsraumes sehr charakteristisch. Dagegen wird der radial abflachende Druck, wie ihn Fig. 28 gegenüber Fig. 29 A und Fig. 30 zeigt, in Fig. 31 nicht sichtbar. Die helle Zone um das dunkle kegelförmige Achsenende gehört zur Achse, wie die Figur richtig zeigt. Ein Podium kommt, wie es scheint, hier nicht zur Entwicklung (ebenso *Zürcher Rhodochlamydee*) und eine Knickung der Blütenachse findet hier ebenfalls nicht statt. Ich halte solche Verhältnisse für sekundärer Art (s. unter Partialinfloreszenz). Sie dürfen also in dieser Hinsicht weder als Grundlage noch als Prüfstein verwendet werden.

wie Fig. 25 zeigt, nur die Differenzierung der Kronblätter (resp. der Kelchbuchten) in Frage kommen, da ein lippig entwickeltes Kronblatt, (resp. bis zum Blütenboden reichende Kelchbucht) stets von einer großen Honighöhle und damit weit abstehendem Griffel, zugleich auch stets von einem großen zugehörigen Fruchtblattwinkel begleitet ist, während ein seitliches kleines Kronblatt (resp. nicht zum Blütenboden reichende Kelchbucht) stets einen normal entfernten oder gar genäherten Griffel zeigt, der durch keine Honighöhle von ihm getrennt ist, und dessen reduzierten Kronblättern zugewandte Winkel nur 120° oder weniger betragen. Dabei bleiben Organe, die auf demselben Radius angelegt werden, auch bei diesen Verschiebungen auf demselben. Mit andern Worten, indem die Radien, auf denen die äußern seitlichen Staubblätter stehen, durch das kräftige Breitenwachstum des medianen Kronblatts immer mehr seitlich zu liegen kommen, und da der von den Radien gebildete Winkel dadurch immer größer wird (sofern nicht eine entsprechend stärkere Verschiebung der Winkelspitze stattfindet), muß auch der von den seitlichen Fruchtblättern gebildete Winkel immer größer werden. Dieser Einfluß der äußern ältern Organe auf die innern auf demselben Radius angelegten ist bei der dichten Stellung am Primord und der Alternanz der Kreise ja ohne weiteres verständlich: Die äußern Staubblätter dringen in die Lücken zwischen den Kronblättern. In die Lücken zwischen die äußern Staubblätter passen sich die innern ein und werden mit ihnen geschoben und ebenso die Fruchtblätter in den Lücken zwischen den innern Staubblättern. Dabei sind aber die über dem Blütenboden aufragenden Teile weniger wichtig als die den Fruchtknoten durchziehenden Gefäßbündel, die entsprechend ineinander geschoben sind und als fester Teil den Druck auf dem Radius weiterleiten. Bliebe nun der Griffel bei diesen Änderungen in der Mitte der Blüte stehen, so müßte in Blüten, wie z. B. Fig. 25a—c, der mediane hintere Fruchtblattwinkel ja sogar ca. 220° statt ursprünglich 120° betragen. Einer solchen, wie schon erwähnt, späteinsetzenden Winkeländerung steht nun aber vor allem die Verwachsung der Fruchtblätter im Wege, die sehr frühe beginnt, so daß notwendigerweise eine starke Verlagerung der innern Organe von ihren Radien stattfinden müßte, wenn nicht die Möglichkeit zur starken seitlichen Ausbreitung des medianen Kronblattes und zur Erreichung eines ebenso großen gegenseitigen Abstandes der äußern seitlichen Staubblätter auch dadurch gegeben wäre, daß sich der Winkelscheitel, resp. der Griffel entfernt. Diese Möglichkeit wird nun aber nach Kräften (wenn auch nicht immer so stark wie in Fig. 25c) ausgenutzt, wie oben gezeigt wurde.

## Zusammenfassung.

Die exzentrische Stellung des Griffels, der in normalen ausgewachsenen Blüten auf der Mediane nach vorn, d. h. nach der Braktee zu, verschoben ist, beruht auf dem stärkern Wachstum des axoskopen Teils der Blüte, vor

allem auf der starken Verbreiterung des medianen Kronblattes. Dieses drängt die seitlichen äußern Staubblätter auseinander und führt damit notwendigerweise zu einer Vergrößerung des Winkels, der durch die durch sie gehenden Radien gebildet wird. Letzterer widersteht aber bis zu einem gewissen Grade der aus drei verwachsenen Fruchtblättern gebildete Griffel. Das Resultat der ungleichstarken aufeinanderwirkenden Kräfte ist ein Kompromiß: Der Winkelscheitel, resp. der Griffel wird nach der phylloskopen, im (Breiten-) Wachstum zurückbleibenden Seite verdrängt und an die Staubblätter, diese an die Hüllblätter jener Hälfte gepreßt, wodurch die Winkelvergrößerung etwas verringert wird. Die parenchymatöse Grundmasse des Blütenbodens, in die die Gefäßbündel eingelagert sind, und die gleichsam nur eine Füllmasse zwischen den letztern bildet, wird dabei phylloskop reduziert, während sie axoskop zu reichlicher Entfaltung kommt und die Honighöhle bildet.

### 3. Zahl der Ovula bei den verschiedenen Arten und Fruchttypen.

Die Zahl der Ovula schwankt innerhalb ein- und derselben Infloreszenz, besonders stark natürlich bei *Ensete*, wo die Fruchtbildung keine einheitliche ist, sondern neben großen Trugfrüchten, die sich auf alle Fälle entwickeln, auch kleine Früchte vorkommen, die nur bei Samenentwicklung reifen und zunächst, äußerlich in Größe, Hülle etc. ± an nichtfruchtende Blüten erinnern. Bei den Arten mit einheitlicher Trugfruchtbildung, wo die Fruchtbildung von der Samenentwicklung unabhängig ist, so daß äußerlich nicht zu unterscheiden ist, ob sie Samen enthält oder nicht, und wo die Fruchtblüten entsprechend scharf von den nichtfruchtenden Blüten abgesetzt sind (besonders wenn man von den wenigen bisher nicht beachteten Übergangsblüten absieht), ist die Zahl ebenfalls eine viel einheitlichere. Daneben finden sich noch starke Schwankungen von Art zu Art. Bei *Ensete* beträgt die Zahl der Ovula nach Wittmack 15—20 pro Fach. Ich fand sie bei dieser Art etwas höher, ca. 30, mit Ausnahme der oberen Blüten. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* schwankte sie von 40—60 (durchschnittlich 45—50) und bei *Cavendishii* war sie in der Regel noch höher, nämlich 60—65—70. Es findet sich also mit der höhern Spezialisation, besonders mit ausgeprägterer Trugfruchtbildung auch eine Zunahme der Zahl der Samenanlagen, ja sogar Zunahme der Zahl unter gleichzeitigem Verlust des Vermögens zum Keimling auszuwachsen, d. h. also Vermehrung der Zahl bei einem rudimentären Organ. Es ist also ferner anzunehmen, daß die Zahl der Ovula pro Fach ursprünglich kleiner war, im Gegensatz zu der Regel, daß große Zahl homologer Organe primitiv, kleinere Zahl aber spezialisiert ist. Die einzige Erklärung ist wohl die, daß die Fruchtblätter eine eizellenbildende Leiste ähnlich der Zahnleiste der Tiere besitzen, die eine beliebige Zahl von Eizellen liefern kann bei unbeschränktem

Stellung und Zahl der Ovula bei der 2. Infloreszenz der *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*).

NB. In jeder Vergleichsgruppe ist die höchste Zahl durch Fettdruck hervorgehoben.

| | A. Gesamtzahl der Ovula | | | | | | | | | | | | B. Zahl der größeren Ovula | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | pro Fach | | | | | | | | | total pro Blüte | | | pro Fach | | | | | | | | | total pro Blüte | | |
| | 3. Blüte | | | 2. Blüte | | | 1. Blüte | | | 3. Blüte | 2. Blüte | 1. Blüte | 3. Blüte | | | 2. Blüte | | | 1. Blüte | | | 3. Blüte | 2. Blüte | 1. Blüte |
| Fach | l | m | r | l | m | r | l | m | r | | | | l | m | r | l | m | r | l | m | r | | | |
| Schar IV | | ? | | **43** | 41 | 41 | 41 | 40 | **45** | ? | 125 | **126** | ? | ? | ? | 14 | **17** | 12 | 19 | 16 | **25** | ? | 43 | **60** |
| III | **43** | **43** | 40 | 39 | **46** | 43 | 47 | **48** | 45 | 126 | 128 | **140** | 0 | 7 | 0 | 10 | **27** | 16 | 24 | **27** | 22 | 7 | 47 | **73** |
| II | 47? | **52?** | 47? | **51** | 44 | **51** | 49 | **54** | 50 | ca. 146 | 146 | **153** | 0 | 0 | 0 | 0 | **19** | 12 | 13 | **23** | 15 | 0 | 31 | **51** |
| I | je gegen 60 | | | je gegen 60 | | | je ca. 60 | | | gegen | 180 | ca. **180** | nur in dem medianen Fach | | | | | | | | | | | |
| Summe aus gleichgestellten Blüten excl. Schar I | 90? | **95?** | 87? | 133 | 131 | **135** | 137 | **142** | 140 | ? | 399 | **419** | 0 | 7 | 0 | 24 | **63** | 40 | 56 | **66** | 62 | ? | 121 | **184** |
| Total pro l., m. u. r. Fach excl. Schar I | linkes Fach 360 | | | mittleres Fach **368** | | | rechtes Fach 362 | | | | | | Total der großen Ovula | | | linkes Fach 80 | | | med. Fach **136** | | | rechtes Fach 102 | | |

Wachstum, d. h. die Zahl ist nicht von vornherein fixiert, sondern ist gegeben durch die jeweilige Länge dieser Leisten, dividiert durch einen gewissen Minimalabstand der zu bildenden Organe. Die Leiste scheint (nach der Größenabnahme der Ovula von der Fruchtbasis nach oben hin) sich von unten nach oben zu entwickeln.

## 4. Unterschiede in der Zahl der Ovula bei der 2. Infloreszenz der Zürcher Rhodochlamydee.

Für die 2. Zürcher Infloreszenz konnte ich die Zahl der Ovula für jede Frucht noch zumeist genau feststellen, (s. Tab. I) mit Ausnahme der Früchte der ersten und fünften Schar, die ich zu andern Untersuchungen verwendet hatte, und weniger Früchte am linken Rande, bei denen im Gegensatz zu den andern zur Zeit der Untersuchung das Innere ganz eingetrocknet war.[1]) In den nicht eingetrockneten Früchten gleicher Stellung fehlten aber deutliche Ovula, so daß ein Fehlen derselben auch für diese Früchte nahe liegt bei dem sonstigen gesetzmäßigen Verhalten innerhalb einer Schar. Die Resultate, die die Tabelle I wiedergibt, sind besonders auffallend beim Vergleich mit der bisher üblichen Auffassung der Partialinfloreszenz der Bananen, da sie durch Beisproßbildung von der Mitte nach beiden Seiten entstanden gedacht wurde. Die Tabelle zeigt:

a) daß in der äußersten Blüte rechts stets die größte Zahl zu finden war, wiewohl diese Frucht kleiner war als die nächste, resp. zweitnächste zur Linken (s. Fig. 12b). Am linken Ende in der vierten Frucht der Schar (nicht in die Tabelle aufgenommen s. o.) fehlten Anlagen ganz, soweit eine genaue Feststellung möglich war. Es findet also von rechts nach links eine gesetzmäßige Abnahme der Zahl der Anlagen statt, so daß die linksstehende Blüte nie eine höhere Zahl aufweist als die rechts von ihr stehende und selten zwei nebeneinanderstehende die gleiche Zahl zeigen. Die Abnahme von der ersten zur zweiten, resp. dritten Frucht hingegen ist in den verschiedenen Scharen nicht gleichmäßig.

b) Es zeigt sich, daß die erste, resp. zweite oder dritte Frucht einer tiefer inserierten Schar ebenfalls stets eine höhere Zahl aufweist als eine gleichgestellte Frucht einer höher inserierten Schar, wiewohl die der untersten Schar z. T. kleiner waren als die entsprechend gestellten der nächst oberen Schar. Der Abnahme der Zahl der Ovula entspricht immerhin eine durchschnittliche Abnahme der Länge der Früchte. Es entsprechen sich ferner in jeder Beziehung: unten an der Infloreszenz und: rechts in der Partialinfloreszenz einerseits und: höher oben an der Infloreszenz und: links in der Partialinfloreszenz anderseits

[1]) Auch dieses Eintrocknen der Samenfächer vor den peripheren Teilen zeigt wieder, wie verkehrt alles bei den Bananen werden kann, indem das ursprünglich Wichtigste zu Nebensächlichem, das durchaus Nebensächliche zum Wichtigsten wird.

(Vergl. damit auch die sub. „3. Unterschiede der Arten“ gegebene Erklärung).

c) In Schar II und III (mit Ausnahme von $II_2$) enthält das mediane Fach die größte Zahl der Ovula. Das rechte und linke Fach derselben Blüte scheinen ihm gegenüber in dieser Beziehung im Nachteil. Daß dies auf der Lage beruht, braucht kaum weiterer Diskussion, kommen doch in einer Schar in derselben Blütenzahl je doppelt so viele seitliche als mediane Fächer auf einen gleichen Stammsektor, was auch deutlich im abgeflachten Querschnitt der seitlichen zum Ausdruck zu kommen pflegt. In $II_2$ zeigt das mediane Fach eine ganz auffallend kleine Zahl von Anlagen und damit wohl eine Ausnahmeerscheinung. Das rechte und linke zeigen die gleiche und zwar — wieder auffallend — hohe Zahl. Ein deutliches Überwiegen des rechten Faches über das linke, wie dies nach obigem zu erwarten wäre, oder das Umgekehrte läßt sich bei den geringen Differenzen und der kleinen Blütenzahl nicht feststellen. In den beiden untersuchten Blüten von Schar IV zeigt ebenfalls abweichend von obiger Regel eines der seitlichen Fächer — und zwar das einemal das rechte, das anderemal das linke, stets aber das nach dem Rande der Schar gerichtete — die größte Zahl.

d) Deutlicher ist die Bevorzugung des medianen Faches, wenn man nur die Zahl der größeren Ovula[1]) berücksichtigt (s. rechte Hälfte der Tabelle). Doch macht auch hier die erste Blüte der Schar IV eine Ausnahme. Von Schar I notierte ich, daß größere Ovula nur im medianen Fach vorkamen. Eine Bevorzugung des rechten Faches vor dem linken wird hier deutlich. Die Abnahme von rechts nach links macht sich ebenfalls bemerkbar, doch mit starkem Abfall von der 2. zur 3. Blüte, statt von der 3. zur 4. Dagegen zeigt hier nicht die unterste, sondern erst die 3. Schar die größten Zahlen. (Man vergleiche damit, daß bei *Cavendishii I* Schar I die Ovula fehlten, in den folgenden Scharen sich aber fanden!)

## 5. **Fruchtfleisch und Fruchtwandung.**

Über Fruchtfleisch und Fruchtwandung wird unter „Geschlecht etc. der Blüten“ zu sprechen sein. Hier ist nur zu erwähnen, daß die Trennung beider mit der Spezialisation schärfer wird und daß das Fruchtfleisch bei *Ensete* ein lockeres, weitmaschiges, safterfülltes, bei der *Zürcher Rhodochlamydee* = *M. rosacea?* dagegen ein ganz feines eher trockenes, weißes ± hollundermarkähnliches Gewebe ist. Ebenso fein ist es bei *Cavendishii*. Bei der sehr ungleichen Erhaltung des Materials konnte keine eingehende Untersuchung stattfinden.

---

[1]) Genaueres über die Unterschiede der Ovula im folgenden Teil der Arbeit: Geschlecht etc. der Blüte. Siehe auch Taf. XIII.

### 6. Honigdrüsen.

Der Bau der Honigdrüsen wurde ebenfalls nicht im einzelnen verfolgt. Früher (s. auch Fig. 7 und Taf. XIII) wurde erwähnt, daß sie bei der nichtfruchtenden Blüte den ganzen Fruchtknoten ausfüllt (mit Ausnahme der alleruntersten Scharen, wo sie nicht ganz bis zum Polster reicht), bei der Fruchtblüte dagegen um so kleiner wird und den Samenfächern immer mehr Platz macht, je tiefer die Blüte steht. Schließlich befindet sie sich als relativ kleines, nach unten spitzzulaufendes Organ im obersten Teil des Fruchtknotens, zwischen den Spitzen der Samenfächer und dem Blütenboden. Die Drüse ist dreiteilig (Fig. 26 a), resp. besteht aus 3 Drüsen, die oben getrennt bleiben, interseptal auf demselben Radius wie Kelch- und äußere Staubblätter liegen und sich unten zu einem einen gemeinsamen Hohlraum einschließenden Gebilden vereïnigen.[1]) Die Sekretion erfolgt nach Wittmack durch Auflösen haarartiger Zellen.

Der Honig ist eine süße oder bittersüße, ± stark adstringierende klare Flüssigkeit, die in sehr verschiedener Menge ausgeschieden wird. Bei der *Zürcher Rhodochlamydee I* füllte er einen großen Teil der Blüte aus (wie bei den etwas durchscheinenden Hüllen leicht zu konstatieren war, Fig. 11 d), so daß das Volumen des Honigs das des ganzen Fruchtknotens um ein Mehrfaches übertraf; bei Infloreszenz II fiel er nirgens auf, resp. fehlte; bei *Ensete* bemerkte ich ebenfalls nirgends eine Ansammlung beim Durchsehen der Blüten, nur bei einzelnen Fruchtblüten fand er sich eingetrocknet als Häutchen über oder in der Honighöhle.

Die Honigausführungsgänge und Honigspalten haben Schumann ebenfalls Anlaß zu einer Kontroverse gegen Wittmack gegeben. Nach letzterem zeigt *Ensete* nur eine in der Mediane hinten zwischen Griffel und medianem Kronblatt in der Honighöhle gelegene Spalte, ersterer fand dagegen zwei seitliche vordere funktionierende Spalten vor den entsprechenden Suturen des Griffels, wie er mit Hilfe von gefärbten Schnitten nachwies. Schumanns Schluß, daß Wittmacks Angabe falsch sein müsse und *Ensete* ebenfalls seitliche Honigspalten statt der medianen besitze, ist aber durchaus unberechtigt. Tatsächlich ist das Verhalten bei den einzelnen Arten verschieden, so daß bei *Ensete* (und anderen *Physokaulideen?*) der Honig nur durch den medianen Spalt, bei *M. paradisiaca*,[2]) die Schumann untersuchte und bei *M. Cavendishii* (wie ich feststellte) dagegen nur durch die beiden seitlichen austritt.

[1]) Siehe auch Fig. 30, Möbius II. p. 48, wo der Hohlraum der Honigdrüse abgebildet ist. Da eine nichtfruchtende Blüte vorliegt, handelt es sich entgegen der Textangabe nicht um die Samenfächer (!). Für letztere spricht nur scheinbar die Lage der Verzweigungen. Die beiden nach dem obern Blattrande gewendeten, an der Basis vereinigten Spalten stellen die axoskope mediane Drüse, die linke untere Spalte dagegen die linke phylloskope Drüse, die wenig entwickelte rechte untere Spalte die rechte phylloskope Drüse dar! Das Bild zeigt also keinesfalls, wie bei angebauten Musaarten die Samenanlagen fehlschlagen.

[2]) S. Anmerkung p. 354.

Bei der *Zürcher Rhodochlamydee* ist das Verhalten nicht einheitlich. Es können alle drei funktionieren oder die mediane (so ausnahmslos in Fruchtblüten!) oder die seitlichen besser oder allein entwickelt sein. Zu bemerken ist dabei, daß bei allen Arten, vor allem bei *Ensete*, vor der Anthese alle drei Spalten gleich entwickelt sind (Honigsekretion fehlt dann noch) und daß sich dann je nach der Art die einen oder die andern schließen (resp. bei *Ensete*, bei der Raummangel herrscht, durch das Wachstum der umgebenden Organe geschlossen werden). Warum die mediane Spalte bei den *Eumuseen* meist völlig abortiert, ist mir fraglich, doch liegt vermutlich ein enger Zusammenhang mit dem Zusammenrücken der seitlichen äußern Staubblätter und dem völligen Abort des medianen innern Staubblattes vor.

Da die Spalten außerhalb des Griffels, die Drüse selbst aber innerhalb der Samenfächer liegt, gehen die z. T. etwas gekrümmten Ausführungsgänge von unten innen schräg nach oben und außen

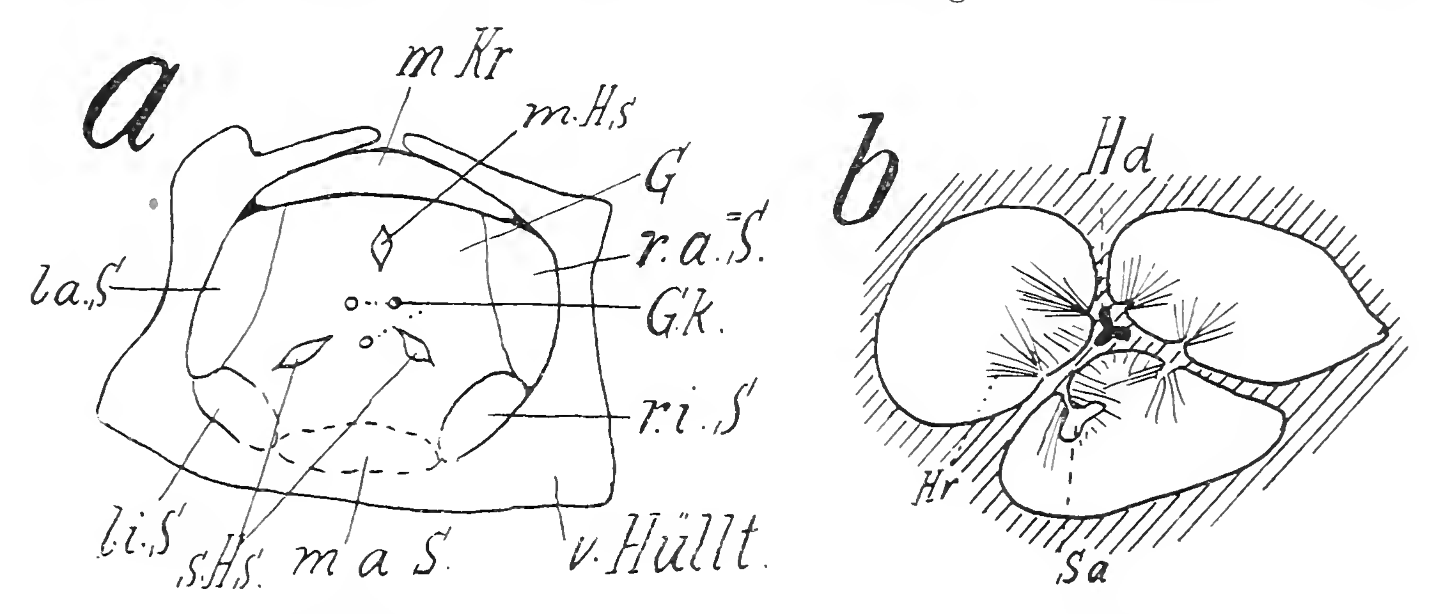



Fig. 26. *a* Horizontaler Schnitt durch Trugfruchtblüte von *M. Cavendishii* etwas über der Insertion des medianen Kronblattes.
Die axoskopen Organe sind scharf abgegrenzt, die phylloskopen dagegen noch verwachsen, ihre Abgrenzung aber ungefähr zu erkennen. Die mediane Honigspalte ist hier noch im Innern des Griffels und endet blind. Bezeichnung wie in Fig. 2, 12 etc. Ca. $^2/_1$ nat. Gr.
*b* Horizontalschnitt durch Fruchtfächer von *M. Cavendishii* in derselben Orientierung.
ca. $^3/_1$ nat. Gr. *Hd* Ende der Honigdrüse. *Sa* Samenanlage. *Hr* Haare am Funikulus.

(Fig. 7 b und d) und kreuzen damit die Richtung der Fruchtblätter, resp. der gelegentlich ausgebildeten Griffelkanäle (Fig. 12 c, 25 a und 26 a), die von der Spitze des Samenfaches nach oben ziehen und auf dem Schnitt den Honigspalten oft durchaus gleich gelagert sind.

Der Ursprung der Honigdrüsen der Bananen ist meines Wissens bisher nicht diskutiert worden. Man begnügte sich mit der Angabe, daß es (inter-)septale Drüsen seien, d. h. in den Scheidewänden der Fruchtblätter gelegen. Folgende Gründe sprechen aber dafür, daß es sich um einen umgewandelten innern Fruchtblattkreis handelt, so daß die Bananenblüte dann im Gegensatz zu der der Liliifloren hexazyklisch und nicht pentazyklisch wäre (!):

1. Die Drüse selber liegt innerhalb der Fruchtblätter, in gesetzmäßiger Alternanz ihrer Komponenten mit den Organen der andern Kreise (s. Taf. XIII etc., Fig. 26 b).

2. Sie zeigt mehrfache Übereinstimmung mit dem Fruchtblatt spez. dem Samenfach und dessen Teilen:

a) Das Samenfach ist von einer flüssigen, resp. gelatinösen Masse erfüllt (vielleicht dem Honig entsprechend).

b) Am Funiculus und benachbarten Stellen der Wand befinden sich Büschel von Haaren (Fig. 26 b). Nach Wittmack erfolgt die Honigsekretion von haarartigen Gebilden aus.

c) Das Samenfach setzt sich gelegentlich in einen Kanal fort (Fig. 26 a, 12 c und 25 a), der dem Honigausführungsgang gelegentlich durchaus ähnlich und auf Schnitten, ohne Kenntnis des Wohin und Woher, von ihnen ohne weiteres nicht zu unterscheiden ist.

3. Der Verlauf der Ausführungsgänge schräg nach oben und außen findet eine Parallele im Verlauf der Gefäßspuren der inneren Staubblätter, die unten deutlich innerhalb, auf dem Blütenboden aber neben oder in seltenen Fällen (obdiplostemone Blüte) außerhalb der Spuren der äußeren Staubblätter verlaufen.

4. Bei *Ensete II* (und nur bei dieser Infloreszenz und dieser Art) fand ich in einer größeren Zahl von Fruchtblüten vier oder sogar fünf Samenfächer, wiewohl die Hüll- und Staubblattkreise normal dreigliedrig waren und ebenso der Griffel, soweit er noch kontrolliert werden konnte. Das überzählige Samenfach war dabei so groß wie die andern oder weniger lang, aber stets wie diese mit zwei Reihen von Ovula versehen. Für die Annahme einer Entstehung durch Spaltung der normalen Fächer fand sich trotz genauen Suchens gar keine Handhabe. Eine kleinere Zahl von Samenfächern fand sich andererseits in sonst normalen Blüten von *Ensete* nicht. Eine Vermehrung der Zahl der innern Organe (ich habe von *Ensete* ca. 8000 Blüten untersucht) kommt bei dieser Art in anderen Kreisen nicht vor, außer wenn tangentiale oder radiale Spaltung eine solche vortäuscht. Es dürfte sich daher auch hier nicht um eine bloße Zahländerung handeln, zumal es sich um eine größere Zahl von Blüten handelte, die dazu noch den untersten Blütenscharen mit im ganzen primitivstem Charakter, aber stärkster Trugfruchtbildung angehörten und deren Ovula sämtlich durch gleiche Größe und eine Höhlung im Innern ausgezeichnet waren. Da ich mich zur Zeit der Untersuchung dieser Blüten noch nicht mit der Frage nach dem Ursprung der Drüse beschäftigte, unterließ ich festzustellen, ob in diesen Blüten die (in der Regel kleine) Drüse nur aus zwei oder gar einem Teil bestand, resp. nur nach einer Seite und in einem Septum entwickelt war. Ich vermute trotzdem auf Grund der oben erwähnten andern Beobachtungen, daß hier 1—2 Organe dieses innern sonst zu Honigdrüsen umgewandelten Fruchtblattkreises ihre ursprüngliche Entwicklung und Funktionen behalten haben und sich nun in den äußern Kreis als gleichwertige, in der Stellung die besondere Abkunft nicht oder nur durch geringere Länge verratende Organe

einreihten, wie sich die innern Staubblätter zwischen die äußern stellten.

Die Honigdrüse dürfte also aus Samenfächern entstanden sein durch völligen Verlust der ja auch sonst stark reduzierten Ovulabildung, durch verstärkte Ausbildung und Modifikation der schon vorhandenen Sekretion und durch Umwandlung der in den Griffel führenden Samenfachspitze zum Honigausführungskanal, bei Verlust der Bildung eines über den Blütenboden ragenden Griffels.

## Literaturverzeichnis.

Die wichtigste Bananenliteratur ist von Endlicher in gen. plant. p. 227, Wittmack in Linnaea 1867. Bd. XXXV. p. 209 ff., von Sagot in Bullet. soc. bot. Fr. XXXIII. p. 317, von Baker in Annals of botany. VII (1893). p. 189 ff. und Kew. Bulletin (1894). p. 229, von Petersen in flora bras. III, 3 (1890) und von Schumann[1]) in Engl. Pflanzenreich. IV, 45 *Musaceae* angegeben, so daß ich auf diese Werke verweise. Ich beschränke mich auf die Angabe von Arbeiten, die ich im Text aufführte oder deren Resultat eingeflochten, resp. als Grundlage des Vergleichs benutzt wurden, sowie auf die Angaben von Werken allgemeinen Inhalts, die zwar gar nicht von den Bananen handeln, mit deren Angaben aber meine Resultate übereinstimmen, oder die ich der Terminologie etc. wegen zurate zog.

### A. Bananenliteratur.

Andrews, Bot. Repository. 1799. Tab. 47.

d'Angremond, Parthenokarpie u. Samenbildung bei Bananen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXX. 1912. p. 686—691.)

Baker, J. G., I. A Synopsis of the genera and species of Museae. (Ann. of bot. VII. 1893. p. 189—222.)

— II. (Kew Bull. 1894. p. 229.)

[Bagnot, Bull. de la Soc. roy. de géogr. Anvers. T. X. p. 352—60.][2])

Botan. Register. (Sydenham.) 1823. Tab. 706.

Bravais, D. u. A., Ann. d. scienc, nat. Sér. II. T. VII. 1837.

---

[1]) In die Literaturangaben Schumanns haben sich durch Zahlenumstellungen etc. einige Fehler eingeschlichen. Um andern den damit verbundenen Zeitverlust ersparen zu können, führe ich diese Stellen an. Es sollte heißen:
p. 15 *M. Ensete* ... Fl. des serres. 1859. p. 65—69. Tab. 1418—19 statt 1861 p. 61.
p. 16 *M. superba* . . . in Bot. Magaz. Tab. 3849 und 3850 statt 3449 und 3450.
p. 23 *M. sanguinea* . . . Bot. Magaz. (1872). Tab. 5975 statt 5795.

Ergänzend beizufügen sind ferner vor allem folgende Beschreibungen:
p. 19 *M. Hilii* . . . Bot. Magaz. Tab. 7401.
p. 20 *M. paradisiaca* subsp. *sapientum* var. *ϑ oleracea*. Bot. Magaz. Tab. 7802 mit Abbildung von Blüten etc., Organen, die nach Schumann hier fehlen sollen!
p. 23 *M. coccinea*. Fl. des serres. VII. 1852. Tab. 722. p. 213.
p. 23 *M. rubra*. Bot. Magaz. Tab. 7451.

[2]) In [ ] füge ich einige Werke an, die ich nur aus Zitaten kenne, deren Resultate aber durch die übermittelnden Arbeiten resp. Résumée bekannt sind.

Brongniart, Ad., Note sur la symmétrie florale des Musacées. (Bull. de la soc. bot. France. III. 1856. p. 170.)
Costerus, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. 1895. p. 97—120. Tab. 12—13.
Crüger, H., Organographische Betrachtungen über einige Pflanzen aus dem Bereiche der Monocotyledoneae epigynae. (Linnaea. Bd. 22. 1849. p. 477.)
Edgeworth, Bot. Jahresber. Jahrg. V. 1890. p. 490.
Eichler, A. W., I. Bot. Zeitg. 1873. p. 230.
— II. Blütendiagramme. I. Teil. 1875. p. 167.
— III. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Marantaceen. (Abhandl. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1883.)
Elliot Scott, I. Note on the Fertilisation of Musa etc. (Ann. of bot. IV. 1890. p. 259—263. Ref. Bot. Centralbl. LVI. p. 161.)
[— II. Amer. Naturalist. XXX. 1896. p. 760.]
Goebel, Organographie der Pflanzen. 1898. II. Teil. p. 182 u. 506.
Humphrey, The development of the seed in the Scitamineae. (Ann. of bot. X. 1896. p. 1.)
[Joly, Compt. rend. rend. Assoc. franç. pour l'avancem. d. scienc. Paris 1880. p. 586—97.]
Kirk, John, On Musa Livingstoniana; a new Banana from tropical Africa. (Journ. of the Linn. Soc. Bot. Vol. IX. 1867. p. 128.)
Kittel, Die Bananen. (Gartenflora. 1892. p. 395—398.)
Knuth, I. Handb. d. Blütenbiol. III, 1. 1904. p. 168ff.
— II. Bot. Centralbl. (Beih. VIII. 1899. p. 509—10.)
[Kurz, Sulp., Journ. Agric-Hortic. Soc. India. Ser. I. Vol. XIV. 1867 und Ser. II. Vol. V. 1878.]
Möbius, M., I. Beiträge zur Lehre v. d. Fortpflanz. d. Gewächse. 1897.
— II. Mikroskop. Praktikum f. systematische Botanik. 1. Angiospermae. 1912. (Samml. naturwissenschaftl. Praktika. Bd. I.)
[Mueller, Baron de, Victorian Naturalist; ref. in Bot. Centralbl. Bd. 67. 1896. p. 381—82.]
Palla, Ed., Über die Entwicklung und Bedeutung der Zellfäden im Pollen von Strelitzia regina. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. IX. 1891. p. 85—90.)
Payer, J. B., Traîté d'organogénie comparée de la fleur. 1857. p. 670. Tab. 143.
Penzig, Teratologie. T. II. 1894. p. 376.
Petersen, I. Flora brasiliensis. III, 3. 1890.
— II. (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1899.)
Preuß, Tropenpflanzer. Jahrg. 2. 1891. p. 157—158.
Sagot, I. Bananier Féhi, sa forme asperme et sa forme séminifère. (Bull. Soc. bot. Fr. XXXIII. 1886. p. 317.)
— II. (Bull. Soc. bot. Fr. XXXIV. 1887. p. 328—30.)
Schacht, I. Madeira und Teneriffa mit ihrer Vegetation. 1859.
[— II. Pringsheims Jahrb. II. 1860. p. 135 u. 148.]
Schumann, I. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. 1890.
— II—III. Morpholog. Studien. Heft I. 1892. p. 50 etc. Heft II. 1899. p. 234.
— IV. Engler, Pflanzenreich. IV. 45. Musaceae. 1900.
— V. Engler, Pflanzenreich. IV. 48. Marantaceae. 1902.
— VI. Engler, Pflanzenreich. IV. 46. Zingiberaceae. 1904.
Schomburgk, R., Description of a remarkable spike or bunch of fruits of the Fig-banana. (Journ. Proc. Linn. Soc. Vol. II. Bot. 1858. p. 130—132.)
Schweinfurth, Bot. Zeitg. 1910. Jahrg. 68. Tab. 625.

Tischler, I. Arch. f. Zellforsch. Bd. V, 4. 1910. p. 622—670.
— II. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Anpiospermen-Früchten. (Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. LII, 1. 1912. p. 1—84.)
Tutscher, A new Chinese Musa (M. Wilsonii). (The Garden. Chronicle. Ser. 3. 1902. p. 450.)
Tschirch, Sitzungsber. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1890. p. 131—40. — Ann. du jard. de Buitenzorg. X. 1891. p. 143—183.
Walpers, Annal. botan. systemat. II. 1851—52. p. 38.
Warburg, I. Tropenpflanzer. VII. 1903. p. 34—37. Musa tikap. (Daneben eine Reihe anderer Aufsätze über Bananen in dieser Zeitschrift.)
— II. Die Bananen Ostafrikas und ihre Verwertung. (Engler, Pflanzenwelt Ostafrikas. II. p. 92—101.)
Werth, Blütenbiolog. Fragmente aus Ostafrika. (Verhdl. d. bot. Ver. Prov. Brandenburg. Jahrg. 42. 1900. p. 222—60.)
Wight, Icones Plantarum Indiae orientalis. 1853. Tab. 2017.
Wittmack, I. Linnaea. Bd. XXXV. 1867. p. 209.
— II. Bot. Zeitg. Jahrg. 35. 1877. p. 191.
Sitzungsprotok. d. bot. Ver. Prov. Brandenburg. (Bot. Zeitg. Jahrg. 35. 1877. p. 502.)

## B. Anderweitige Literatur.

Neben den Lehr- und Handbüchern etc. von Pax, Strasburger etc. Giesenhagen, Wettstein und Kerner, Kirchner, Loew und Schröter, den betreffenden Abschnitten in Nat. Pflanzenfam., in de Vries, Mutationstheorie, Goebels Organographie, den Arbeiten von Schwendener über mechanische Blattstellungslehre und Ewert, Müller-Thurgau, Strasburger und Winkler über Parthenokarpie benutzte ich hauptsächlich:

Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien. 1907. Prinzipien der systemat. Anordnung.
Fitting, Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. (Biolog. Centralbl. Bd. 29. 1909. p. 193—206, 225—239.)
Goebel, I. Die Bedeutung der Mißbildungen für die Botanik früher und heutzutage. (Verh. d. schweiz. naturf. Gesellsch. in St. Gallen. 1906.)
— II. Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. (Biolog. Centralbl. Bd. 30. 1910. p. 657 ff.)
Heinricher, Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 24. p. 52—144.
Klebs, I. Willkürliche Entwicklungsänderung der Pflanzen. 1903.
— II. Variationen der Blüten. (Jahrb. d. wissenschaftl. Bot. XLII, 2. 1905.)
— III. Biolog. Centralbl. Bd. XXXIV. 1909. No. 8—9, 14—19.
Uexküll-Gyllenband, Phyllogenie der Blütenform bei den Compositen. (Bibl. Bot. Heft 52. 1901.)
Vöchting, Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XVII. 1886. p. 311.

## Erklärung zu Tafel XIII.

Sämtliche Blüten und Blütenteile sind in ca. $^7/_9$ nat. Gr. gezeichnet. Die Blüten von *M. discolor, sapientum* und *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) sind nach getrocknetem oder in Zersetzung begriffenem Material gezeichnet und daher vielleicht etwas zu klein. Die Früchte von *M. Cavendishii* sind noch nicht

völlig ausgewachsen. Über den Erhaltungszustand der übrigen Vorlagen s. Materialbeschreibung.

Anordnung. Die meiner Ansicht nach primitivste Blütenform steht am meisten links in dem für jede Art reservierten Raum. Rechts davon, durch auf- oder absteigende Linien damit verbunden, folgen die daran anschließenden Formen, die sich entweder als Fruchtblüte oder als nichtfruchtende Blüte ± spezialisieren. Ebenso sind die Arten und Infloreszenzen von links (primitivste) nach rechts (spezialisiertere) angeordnet. In dem für jede Art reservierten Raum sind im übrigen die Blüten von unten nach oben angeordnet, entsprechend der Stellung an der Infloreszenz. Die Zahlen unter jeder Blüte geben die Nummer der Schar an, in der sie sich befanden (die Scharen werden durchgehend von unten nach oben gezählt. Bei *M. discolor* und *Zürcher Rhodochlamydee* (= *M. rosacea?*) wurden die Fruchtblütenscharen besonders gezählt und ebenso die nichtfruchtenden Scharen. Bei *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) konnte eine Zählung nicht stattfinden. Für *M.* (*parad.* subsp.) *sapientum* fehlt jede Angabe.

Die Einzelfiguren stellen kombinierte Sehnenschnitte dar. Durch einfachen Strich ist dargestellt der verwachsen blättrige Hüllteil, links ist das Staubblatt des äußern, rechts eines der seitlichen des innern Kreises zur Darstellung gebracht. Nur in den Trugfrüchten von *M. Ensete I*, *M. paradisiaca* subsp. (Zürich) und *M. Cavendishii* sind Staubblattypen ohne Rücksicht auf die Stellung wiedergegeben. Schwarz sind die ganz mit Pollen gefüllten Antheren dargestellt. Einzelne Punkte bedeuten spärlichen Pollen, weiße Antheren: ohne Spur von Pollen. Schraffierte Antheren: Verhalten unbekannt. Der Griffel ist stets schwarz gezeichnet. Die Kreise links neben der Hülle geben die Lage der seitlichen Kelchbuchten an, die horizontalen Striche das obere Ende der seitlichen Kronblätter. Wo die Lage variiert, sind durch eine Klammer die extremen Lagen zusammengefaßt. Abgrenzung des Fruchtknotens von den epithalamen Teilen durch einen Strich bedeutet ganz scharfe Differenzierung (meist verbunden mit Grünfärbung des Fruchtknotens), Fehlen des Striches bedeutet kontinuierlichen Übergang der Hülle in die Fruchtknotenwand. (Bei nicht frischem Material wie *M. discolor* und *M. sapientum* ist diese Frage nicht zu entscheiden.)

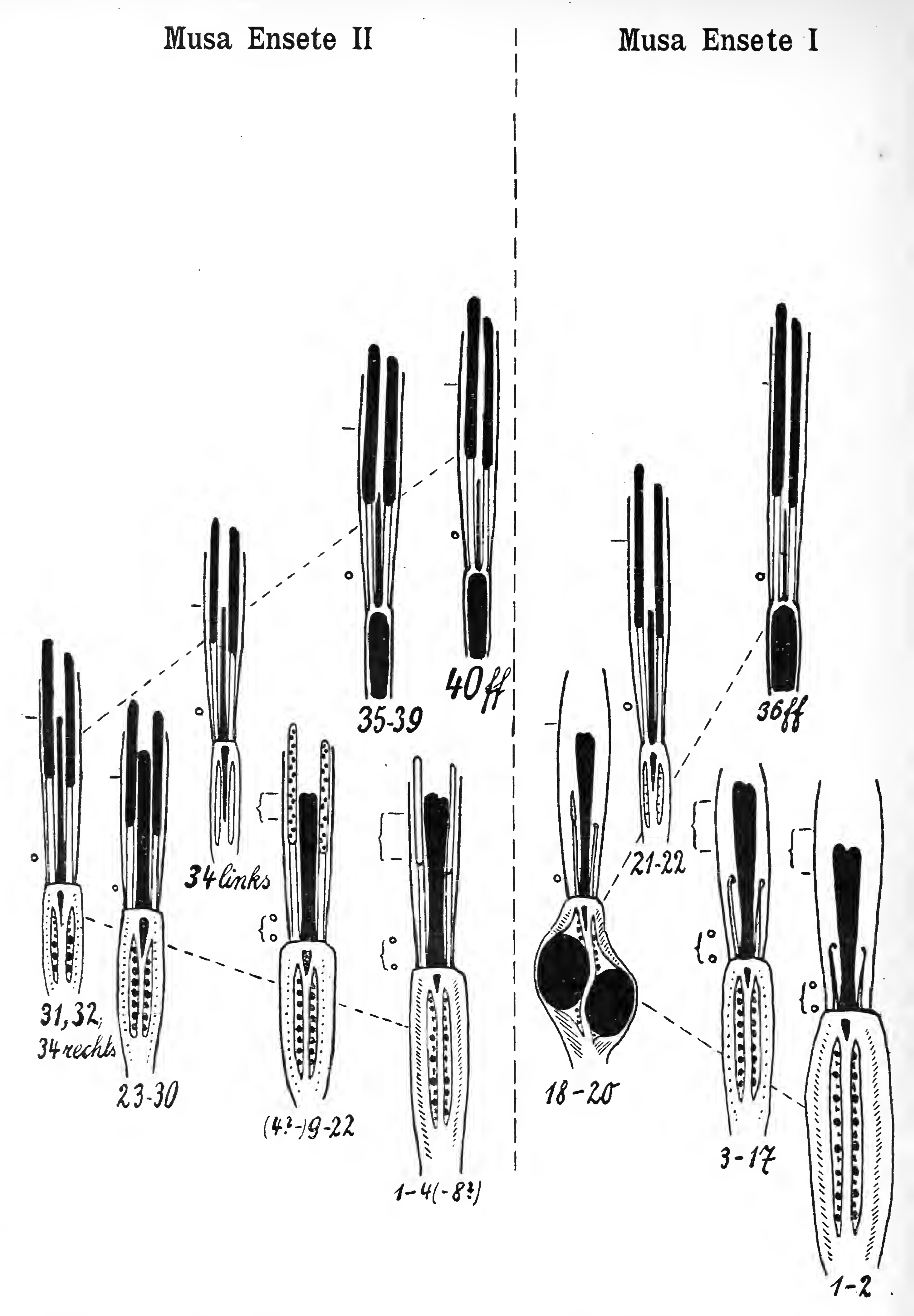
Im Fruchtknoten ist als schwarzes spitzes Dreieck oder ± als (ebenfalls schwarzes) Rechteck die Honigdrüse dargestellt. Die Samenfächer sind einfach umrandet und ohne Anlagen, wenn leer gelassen, kleinste Punkte in ihnen bedeuten rudimentäre Anlagen, solche von ca. 1 mm Durchmesser unentwickelte aber offenbar normale Anlagen. (In den Trugfrüchten von *Ensete II*, 1—4 und *I*, 1—2 fand ich nur erstere, habe aber auch letztere Form eingezeichnet, da ihr Fehlen nicht in allen Fällen sicher ist. In *Ens. I*, 18—20 sind zwei noch nicht reife Samen dargestellt.

Die Punktlinien außerhalb der Samenfächer bedeuten beginnende Pulpa- und Trugfruchtbildung. Schraffierung an dieser Stelle bedeutet deutliche Pulpabildung und mit Ausnahme von *Ens. I* (18—20) Auswachsen der Frucht in allen Fällen.

Ein Strich am untern Ende des Fruchtknotens zeigt das Abfallen der noch frischen Blüte an, das Fehlen des Striches das Verbleiben an der Achse.

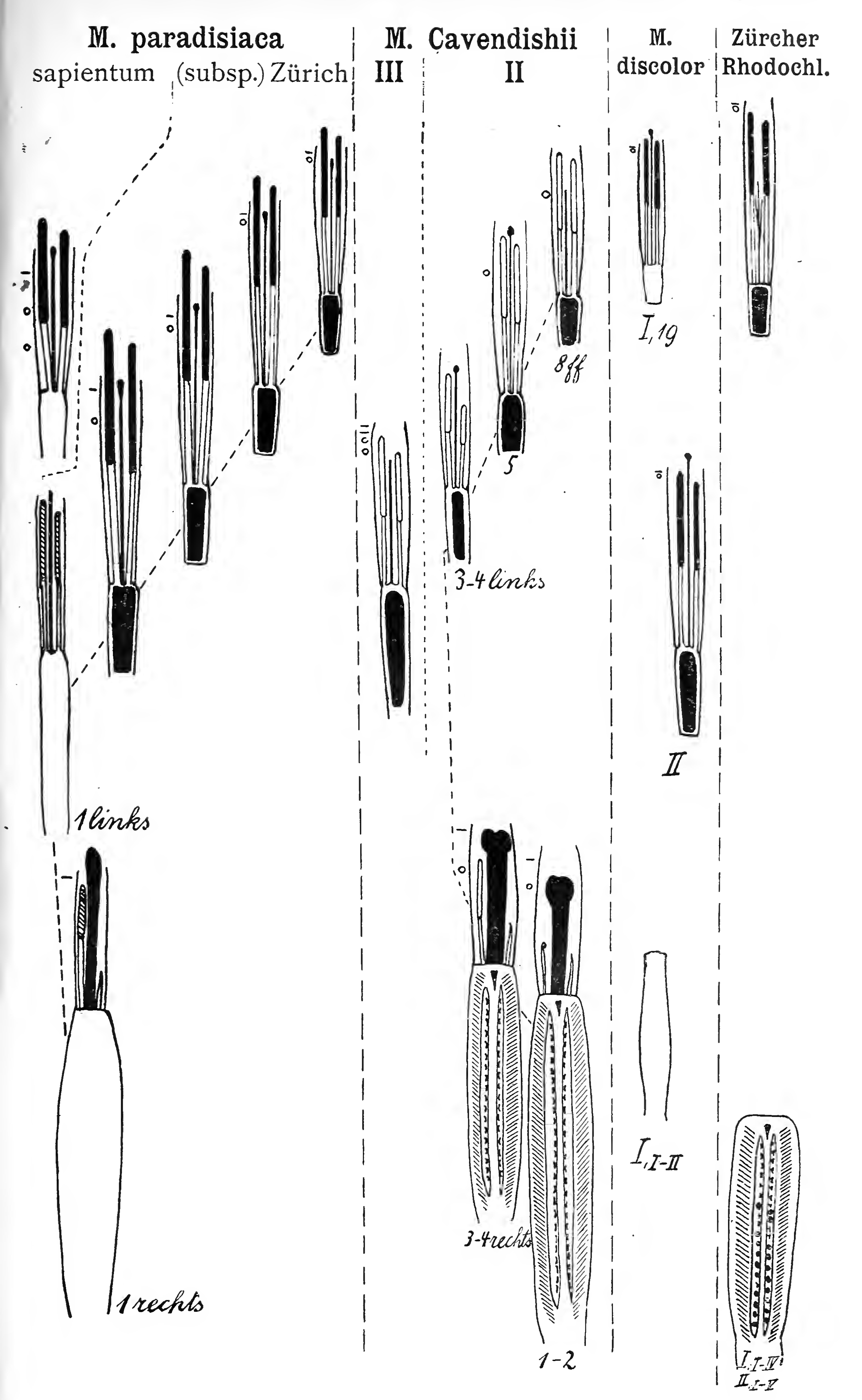
Für die weiß gelassenen Fruchtknoten konnten anatomische Details nicht festgestellt werden; doch dürfen sie wohl mit Sicherheit nach den nebenstehenden ergänzt werden.

---




*Übersicht der Blütenformen der untersuchten Infloreszenzen und Einzelblüten.*

*Paul Baumgartner.*




Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

